

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Ch. BONHOMME

Docteur en médecine

1^{re} THÈSE. — LA BIOLUMINESCENCE DE QUELQUES ANNÉLIDES MÉDITERRANÉENNES. (ÉTUDE HISTOLOGIQUE ET HISTOPHYSIOLOGIQUE)

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 31 octobre 1952 devant la Commission d'examen

MM. P. MATHIAS *Président*

EMBERGER.....

DENIZOT.....

} *Assesseurs*

MONTPELLIER

CAUSSE, GRAILLE & CASTELNAU
Imprimeurs

7, rue Dom-Vaissette, 7

ERRATUM

Pages

- 17 ligne 11, lire : ces vers, au lieu de cers vers
- 22, — : orientées, au lieu de orientés
- 18 — 6, — : extracellulaire, au lieu de extacellulaires
- 15, — : supprimer : sur
- 22 — 30, — : *Terebellidae* Grube, au lieu de Crübe
- 27 — 13, — : de Kull-Champy, au lieu de le Kull-Champy
- avant-dernière ligne, lire: Lilienfeld-Monti, au lieu de Lilienfeld-Monti
- 36 ligne 5, lire : permis au lieu de permi
- 44 — 17, — : constate, au lieu de contate
- 48 dernière ligne, lire : lumineux, au lieu de umineux
- 52 ligne 16, lire : autotomie, au lieu de autonomie
- 54 — 39, — : captivité, au lieu de captité
- 58 — 6, — : observés, au lieu de observées
- 69 — 23, — : dépourvues, au lieu de dépourvus
- 83 — 2, — : *Chaetopteridae*, au lieu de *Chaetopteridas*
- 84 — 8, — : exemplaire, au lieu de emplaïre
- 86 — 4, — : Prenant, au lieu de Prenant
- 91 — 4, — : luminescence, au lieu de luminescente
- 92 — 24, — : trouvés, au lieu de trouvée
- 104 — 2, — : hemalun, au lieu de hemalum
- 24 et 25, lire : qui recouvre peu à peu la face antérieure et empiète même en bien des cas sur la face inférieure, au lieu de : qui recouvre peu à peu la face inférieure
- deuxième ligne de la légende, figure 42, lire : aliformes au lieu de liformes
- 112 — 8, — : Clap., au lieu de Clap.
- 113 — 16, — : Clap., au lieu de Clap.
- 115 — 6, — : tentaculifères, au lieu de tentaculifaires
- 116 — 15, — : paraissaient, au lieu de paraissent
- 42, — : fréquemment., au lieu de fréquemment
- 117 — 28, — : cellulaires, au lieu de cellulaire.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553807_0070

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Ch. BONHOMME

Docteur en médecine

1^{re} THÈSE. — LA BIOLUMINESCENCE DE QUELQUES ANNÉLIDES MÉDITERRANÉENNES. (ÉTUDE HISTOLOGIQUE ET HISTOPHYSIOLOGIQUE)

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 31 octobre 1952 devant la Commission d'examen

MM. P. MATHIAS *Président*

EMBERGER..... } *Assesseurs*

DENIZOT. }



MONTPELLIER

CAUSSE, GRAILLE & CASTELNAU
Imprimeurs

7, rue Dom-Vaissette, 7

FACULTÉ DES SCIENCES

DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

Doyen : P. MATHIAS, professeur de Zoologie et de Biologie générale.

Professeurs honoraires : P. BATAILLON, R. JACQUES, J. PAVILLARD, J. CABBANES, M. THORAL, M. CASTERAS, L. GAY, F. REBOUL.

Maître de Conférences honoraires : L. MAURY.

Professeurs :

MM.

E. TURRIÈRE	Mécanique rationnelle.
P. HUMBERT	Mathématiques pures.
J. SOULA	Mathématiques.
E. CARRIÈRE	Chimie.
M. MOUSSERON	Chimie.
L. EMBERGER	Botanique.
C. BOUHET	Physique.
C. DENIZOT	Géologie.
P. CHATELAIN	Minéralogie.
J. TROCHAIN	Botanique coloniale.
J. GRANIER	Physique.
O. TUZET	Zoologie.
M ^{lle} G. CAUQUIL	Chimie.
M. J. DIVE	Mathématiques.
M ^{lle} A. VERGNOUX	Physique.
M. P. VIELES	Chimie.

Maîtres de Conférences :

MM.

J. MOTTE	Botanique.
J. RABINOVITCH	Physique.
J. SALVINIEN	Chimie.
G. COUCHET	Mathématiques.

Secrétaire honoraire. MM. L. DUBOIS.

Secrétaire R. JULIEN.

LA BIOLUMINESCENCE DE QUELQUES ANNÉLIDES MÉDITERRANÉENNES

(Étude histologique et histophysiologique)

INTRODUCTION

Avant d'exposer le résultat de nos investigations dans le domaine si complexe de la Bioluminescence, qu'il me soit permis de rendre un hommage sincère à tous ceux qui m'ont encouragé et conduit dans mes travaux.

Mes premiers remerciements iront tout d'abord à monsieur le doyen MATHIAS qui m'a ouvert les portes de la station zoologique de Sète chaque fois que je lui en ai exprimé le désir, qui m'a toujours fourni les plus utiles indications et a mis à ma disposition avec une très grande bienveillance tous les appareils et instruments dont j'ai eu besoin.

Qu'il veuille bien ici trouver l'assurance de ma très haute considération et de mes très sincères remerciements.

Je tiens par dessus tout à exprimer dans ce modeste travail toute ma profonde reconnaissance et toute ma gratitude à monsieur le professeur TURCHINI qui m'a inspiré ce sujet et n'a cessé de me prodiguer ses conseils et ses encouragements. Grâce à lui, j'ai vu bien des portes s'ouvrir et l'accueil chaleureux qui m'a été souvent réservé en son nom est un témoignage réel de sa sollicitude à mon égard. Qu'il veuille bien trouver dans ce travail l'expression de mon plus profond dévouement.

Je ne peux passer sous silence la bienveillance et la compréhension qu'ont manifesté à mon égard Messieurs ROUCH, directeur du Musée océanographique de Monaco et TREGOUBOFF, sous-directeur de la Station zoologique de Villefranche.

Il est indispensable enfin que je relate ici l'intervention dans mes recherches de certaines personnes dont les attaches avec la science sont très lointaines et grâce auxquelles j'ai pu poursuivre mes travaux en des périodes où les Laboratoires officiels se trouvaient fermés par

suite de faits de guerre. A ce moment j'ai reçu une hospitalité bienveillante et compréhensive chez monsieur RICCIARDI, constructeur de bateaux à Sète, qui m'a offert une modeste cuisine où j'ai pu installer mon laboratoire.

C'est également grâce à la cordiale compréhension de monsieur Laurent SCARAGLIA, patron pêcheur, que j'ai pu, à bord de son chalutier, continuer mes pêches et qui a même poussé l'amabilité jusqu'à trier pour moi du matériel en un moment où les autorisations de naviguer me furent supprimées.

Qu'ils veuillent tous trouver ici l'expression de ma très grande reconnaissance.

APERÇU DE LA BIOLUMINESCENCE DANS LE RÈGNE ANIMAL

Qu'entend-on par Bioluminescence ?

Ce terme, créé depuis relativement peu de temps, indique la faculté que possèdent certains êtres vivants d'émettre des radiations lumineuses. Cette émission se fait sans dégagement de chaleur, de l'avis de tous les auteurs qui se sont occupés de ce problème. Ce terme s'oppose à la luminescence physique ou chimique qui s'effectue en dehors de tout être vivant.

Cette définition, relativement simple, cache derrière elle un des problèmes les plus difficiles à résoudre de la Biologie. Les termes de « Luminescence » et de « Bioluminescence » ont remplacé définitivement le terme de « Phosphorescence » couramment employé autrefois et qui ne disparaît qu'après les travaux de R. DUBOIS. Ce terme convenait parfaitement autrefois, puisque les anciens auteurs, connaissant la propriété du phosphore d'émettre des radiations lumineuses, déduisaient, par analogie, que les organes lumineux des animaux contenaient également du phosphore. C'est ainsi que l'on peut trouver dans la bibliographie le « Mémoire sur la phosphorescence des animaux marins » de QUATRE-FAGES ou encore les « Nouvelles observations sur les lumières phosphorescentes animales » de P. SECCHI et une foule d'autres publications françaises ou étrangères où le terme de phosphorescence est le seul ayant cours.

R. DUBOIS en 1889 publie une note intitulée « Nouvelles recherches sur la phosphorescence animale »; il semble cependant abandonner ce terme de phosphorescence pour lui substituer celui de « luminosité » ou de « pouvoir photogène » termes qui n'impliquent plus l'idée de la présence de phosphore dans les substances lumineuses. C'est qu'à ce moment déjà de nombreux travaux ont permis de constater que le phosphore n'entre pour rien dans la production de la lumière vivante et qu'il s'agit là d'un phénomène plus complexe que la combustion banale du phosphore.

Les phénomènes de Bioluminescence sont universellement connus et il n'est personne qui ne connaisse, du moins dans nos régions les « vers luisants » qui s'allument les soirs d'été sur les bords des chemins ou dans

les terrains herbeux. Le « ver luisant » représente un type de Bioluminescence tellement à la portée du chercheur qu'il a fourni à la science le sujet de nombreux travaux et qu'il a permis parfois de tirer des conclusions extrêmement importantes. Sa lumière est douce et suffisamment intense; elle est spontanée et continue et entre ainsi dans une certaine catégorie de bioluminescence. Il ne faut pas croire pour cela que tous les animaux émettent leur lumière comme le *Lampyre*. On rencontre, en effet, toutes sortes de modalités dans l'émission de lumière. Nous allons rapidement examiner ces modalités puisque nous les rencontrerons et les étudierons plus en détail au cours de nos recherches sur les Annélides.

Il ne nous a pas été possible d'observer des cultures de bactéries lumineuses à la lumière desquelles MOLISCH a même pu prendre des photographies. Mais nous avons pu voir en mer et dans l'étang de Thau ce que les pêcheurs de Sète appellent si pittoresquement « l'ardent » et qui dépeint d'un seul mot l'allure de cette luminescence.

L'« ardent » est produit par des multitudes innombrables de *Péri-diniens* qui ont été décrits et déterminés comme étant le *Ceratium tripos* O.F.M. Il est très curieux, à la faveur d'une pêche dans l'étang aux mois de juin ou de juillet, de voir les gerbes lumineuses que soulèvent les avirons lorsqu'ils plongent dans l'eau. La pêche au plankton devient, dans ces conditions une véritable féerie, le filet étant illuminé d'une infinité de points brillants qui s'allument et s'éteignent à une cadence très rapide. La pêche en mer est également fertile en spectacles magnifiques et pour peu que l'on prenne la peine de se pencher sur l'étrave du bateau on remarque, à certains moments, de véritables flèches fulgurantes qui se déplacent en avant du bateau, marquant le sillage de quelque « marsouin » ou « maquereau » chassé par la marche de l'embarcation.

Ces spectacles ont été décrits maintes et maintes fois et revêtent un aspect encore plus grandiose dans les mers tropicales où pullulent les Noctiluques et les Crustacés lumineux.

Il est indubitable que c'est dans la mer que ces phénomènes de luminescence animale sont les plus nombreux et revêtent les formes les plus variées. Le tour d'horizon est rapidement exécuté lorsqu'on examine la bioluminescence terrestre. Elle est surtout représentée chez les Insectes. Alors que les descriptions sont peu nombreuses et les études en général anciennes et assez sommaires en ce qui concerne la luminosité des Myriapodes, la bibliographie est très encombrée de publications sur la morphologie et l'histologie des organes lumineux des Insectes. Ce sont tantôt les Lampyres, tantôt les Lucioles, tantôt les beaux Coléoptères des régions tropicales, tels que les Cucujos mexicains, qui fournissent les sujets de description ou d'expérimentation.

La plupart des autres Embranchements terrestres, à part les Oligochètes, sont dépourvus de spécimens lumineux caractérisés.

Si nous examinons par contre la bioluminescence marine, nous pouvons trouver un représentant dans presque chaque Embranchement.

Les *Protistes* nous montrent les *Péridiniens* déjà cités. Les *Spongiaires* n'ont pas de représentants connus, mais les *Méduses* en possèdent quelques uns avec, en particulier *Pelagica noctiluca* Per. dont le mucus répand une luminosité vert pâle assez intense. Les *Campanulaires* ont des spécimens lumineux dont l'émission de lumière fulgurante trace sur le support la forme entière de la colonie. La liste des *Pennatules*, *Alcyons*, *Veretilles*, *Gorgones* et autres *Anthozoaires* lumineux serait trop longue à citer et maints auteurs s'en sont déjà occupés. Signalons cependant les travaux de PANCERI sur la « phosphorescence » des *Pennatules*. Pour cet auteur la luminescence est émise seulement par les Polypes « sous forme de huit cordons situés à la face externe de la cavité gastrique et se prolongeant dans les tentacules ». Divers facteurs, tels que chocs, chaleur, eau douce, électricité, excitent l'émission de lumière dont le substratum serait des vésicules remplies de globules adipoïdes. Cette substance conserverait son pouvoir photogène même après la mort de l'animal. RICHARD signale, qu'on peut même « écrire en lettres lumineuses un mot sur une Pennatule ». Contrairement à ce qui passe pour d'autres animaux l'action de la lumière directe ne diminue en rien leur pouvoir lumineux.

Certains *Coraux* ramifiés et *Madrépores* des récifs coralliens observés par GIGLIOLI à Sumatra et KELLER dans la mer Rouge émettent une luminescence très vive de couleur verdâtre. Les *Béroés* lumineux sont également nombreux et occupent une place importante dans les recherches de certains auteurs tels que PANCERI, PETERS, etc... Parmi les *Ctenophores* lumineux il faut également noter les *Cestes*, les *Cydippes*, les *Eucharis* dont la luminescence revêt des couleurs variables, rougeâtre, vert pâle ou bleutée. La photogénèse serait localisée dans les méridiens à palette ciliée que l'on rencontre chez ces Animaux. Nous citerons également les Annélides dont l'étude fait l'objet de ce travail pour arriver ensuite aux *Tuniciers* avec les *Pyrosomes*, les *Salpes* et quelques *Phallusies*. Bien que chez ces animaux un doute subsiste encore, il est nécessaire de mentionner les observations de GIGLIOLI sur les *Salpes*, sur plusieurs *Doliolum* et sur les *Appendiculaires* dont il situe la phosphorescence sur l'axe caudal avec une coloration d'abord rouge-foncé, puis azurée et finalement verte. Les *Pyrosomes*, par contre, manifestent indéniablement un pouvoir photogène accusé. Chaque individu possède deux organes lumineux dont la substance adipoïde peut émettre une lumière très vive verte, rouge ou blanche. Pour PANCERI les embryons même sont capables d'émettre de la lumière. Parmi les *Echinodermes*, quelques uns ont été décrits comme lumineux. Ce sont surtout des *Ophiures*. C'est ainsi que PANCERI signale des courants lumineux dans les bras d'une *Ophiure* ou bien des points phosphorescents aux articulations des cinq bras chez une autre espèce. A propos de la luminescence de *L'Ophiacantha spinulosa* Wyville, THOMSON observe des jaillissements de lueurs vertes éclatantes et écrit : « De temps en temps une ligne de feu dessinait le disque et l'éclairait jusqu'au centre, puis la lueur pâlisait et une zone circonscrite, d'un centimètre de longueur, apparaissait au centre d'un

des bras, s'avancant jusqu'à sa base, ou bien les cinq branches s'enflammaient vers les extrémités et la lueur s'étendait jusqu'au centre en dessinant parfois en traits de feu la forme entière de l'animal ». Les travaux de R. DUBOIS ont vulgarisé la luminescence des *Mollusques* avec les recherches sur les *Pholades*. La « phosphorescence » de ces animaux est liée à la sécrétion d'une matière granuleuse d'aspect adipoïde, réfringente, pouvant émettre des radiations lumineuses même après la mort de l'animal. Les *Gastéropodes opisthobranches* sont représentés par *Phyllirhoe bucephala* Lsr. dont la lumière vive, azurée serait produite d'après PANCERI par une matière adipoïde située dans les cellules ganglionnaires périphériques. Les *Céphalopodes* possèdent quelques espèces assez répandues; d'autres plus rares parce que fréquentant les grandes profondeurs sont susceptibles également d'émettre de la lumière. Parmi les *Crustacés*, un certain nombre appartenant à des familles diverses possèdent un pouvoir lumineux important. C'est ainsi que E. NEWTON HARWEY poursuit ses études sur les luciférines et les luciférases en traitant les substances lumineuses que lui fournit, en quantité importante, un *Ostracode*, le *Cypridinia Hilgendorffii* Muller, dont la pullulation doit être considérable si l'on en juge par les résultats obtenus par cet auteur et son école. Bien que chez les *Copépodes* on connaisse relativement peu d'espèces lumineuses, FABRICIUS observa le premier ce phénomène dans le genre *Metridia* Boek. C'est encore ce genre qui est signalé au cours d'expéditions au Spitzberg et qui conférerait à la neige une luminosité assez vive par une température de -10° C.

GIESBRECHT et après lui RICHARD ont fait des études assez poussées sur les *Copépodes* lumineux du genre *Oncaea* Philippi, *Pleuromma* Giesbrecht et *Heterochaeta*. Leur luminescence serait due, d'après ces auteurs, à la sécrétion de glandes cutanées de couleur jaune-verdâtre dont le contenu est constitué par des gouttelettes de même couleur. Ces gouttelettes seraient expulsées au dehors avec force par certaines espèces. Le nombre de ces glandes serait fixe dans chaque espèce. La substance ainsi sécrétée ne devient lumineuse qu'au contact de l'eau de mer que l'animal soit vivant ou mort; elle serait même susceptible de s'illuminer après trois semaines de dessiccation, par simple immersion dans l'eau de mer.

Les *Amphipodes* du genre *Scypholanceola* seraient, d'après WOLTERECK, munis latéralement d'organes lumineux à réflecteur. Parmi les *Schizopodes*, ce sont les *Euphausiides* avec les genres *Euphausia* Dana, *Thysanopoda*, *Nyctiphanes*, *Thysanoessa*, *Mematoscelis*, qui ont des organes lumineux intéressants. Ils sont disposés régulièrement de la façon suivante : une paire à la base de la dernière paire de branchies, un sur la ligne médiane de chacun des quatre premiers segments abdominaux. Chez certains il existe encore un organe lumineux à la face interne supérieure du pédoncule oculaire. Ce dernier est immobile alors que les

autres sont actionnés par des muscles spéciaux. Tous sont formés d'un massif photogène central, d'une lentille convergente transparente et d'un réflecteur pigmentaire.

Chez les *Décapodes Macroures*, certaines crevettes montrent un petit organe lumineux à côté de l'œil. Les *Aristeus*, vivant en eau profonde ont également un organe lumineux à la face interne des pédoncules oculaires. H.J. HANSEN décrit sur un *Sergestes* cent dix-sept organes lumineux ! RICHARD écrit au sujet de la phosphorescence des crevettes bathypélagiques *Oplophorus Grimaldi* Coutière : « La crevette en question ayant été apportée dans la chambre noire, j'ajoutai de l'eau douce à l'eau de mer dans laquelle elle se trouvait très vivante, et je vis l'abdomen émettre une lueur bleue pâle assez intense mais de très courte durée. La lumière ayant cessé, j'ajoutai encore de l'eau douce et constatai que l'animal rejetait, d'une région voisine de la bouche, un liquide lumineux abondant, d'un beau bleu pâle assez intense, ayant l'aspect d'un nuage lumineux dans l'eau : porté au jour le liquide ne présentait aucun trouble, l'aspect nuageux étant dû uniquement à la phosphorescence ». Enfin, nous arrivons à l'Embranchement des Poissons qui paraissent jusqu'à maintenant être les seuls Vertébrés possédant des espèces lumineuses.

Tout le monde connaît, par l'image ou par la bibliographie de vulgarisation ces mystérieux Poissons des grandes profondeurs océaniques qui se parent, tantôt au niveau des yeux, tantôt sur la ligne latérale ou en d'autres endroits du corps, d'une série de petits phares donnant une intensité lumineuse parfois importante. La fonction de ces appareils lumineux, placés à profusion sur le corps de certaines espèces, et leur finalité ont fait l'objet de discussions si nombreuses qu'il serait bien superflu de les énumérer toutes ici, d'autant qu'elles ne paraissent pas avoir abouti à des conclusions définitives. Cependant par le fait même qu'ils sont les seuls Vertébrés lumineux, il est logique de citer quelques spécimens parmi les plus marquants. Ce sont les *Téléostéens* qui possèdent tous les exemplaires lumineux connus jusqu'à ce jour. Parmi eux les *Malacoptérygiens* de couleur généralement noire, à peau veloutée, vivant en profondeur, montrent des organes lumineux sur le corps et sur la tête. Une espèce complètement aveugle vivant dans l'Atlantique vers 3 000 mètres de profondeur, l'*Ipnops Muravi* possède, à la place des yeux, deux larges organes lumineux à la face dorsale du museau. Chez les *Scopelides*, généralement de petite taille, on trouve également des organes lumineux nombreux et chez certains genres, sur la région nasale, un organe lumineux fait une saillie bizarre très développée. Chez les *Stomias* les organes lumineux sont localisés à la région ventrale et à la mâchoire et RICHARD décrit un *Stomias* de profondeur chez lequel les barbillons sont munis d'organes lumineux servant probablement d'appât lumineux. Les *Malacosteus* ont leurs organes photogènes derrière l'œil et une grande quantité de points lumineux sur le corps.

Chez d'autres enfin, appartenant à d'autres familles, l'organe lumineux est porté à l'extrémité d'un filament très long ou de plusieurs filaments et servent là aussi probablement d'appâts lumineux destinés à attirer des proies.

Les recherches de BRAUER donnent comme schéma général de la structure complète de l'organe lumineux chez les Poissons : une enveloppe pigmentaire servant de réflecteur, une masse photogène centrale à grosses cellules glandulaires granuleuses et en dehors une lentille cellulaire transparente, l'ensemble formant un véritable projecteur.

Ce schéma est sujet à variations multiples selon l'endroit où l'organe est situé. C'est ainsi que peuvent faire défaut tantôt la lentille, tantôt le réflecteur à l'exception évidemment du massif générateur de lumière. Il semble que dans ces organes on puisse rencontrer également deux modes de sécrétion des produits photogènes. RICHARD écrit : « Tantôt l'organe a un orifice, tantôt c'est une glande à sécrétion interne ». D'après ce que nous avons pu observer nous-même chez les Annélides il semble qu'on puisse interpréter cette phrase comme signifiant que tantôt il y a vraiment émission à l'extérieur de sécrétion lumineuse, tantôt les processus de photosynthèse sont intracellulaires.

Chez certaines espèces particulières, l'un des organes envoie la lumière dans la cavité branchiale attirant ainsi « les proies jusque dans la gueule même du Poisson » (RICHARD). Les réflecteurs peuvent présenter un coloris différent selon les espèces ce qui conférerait à la lumière qu'ils réfléchissent des couleurs diverses.

Le résultat utilitaire de ces organes lumineux placés dans la partie antérieure des animaux se conçoit mal quand il s'agit d'organes situés latéralement ou sur la partie postérieure et BRAUER pense qu'ils correspondent, avec leurs couleurs variées et peut-être même variables sur un même individu, aux pigmentations des animaux vivant à la lumière. Ainsi, comme il le dit, ces Poissons qui nous apparaissent gris sombre ou noir velouté revêtent pour leurs congénères des grandes profondeurs un coloris riche et éclatant. De là à penser que les organes lumineux interviennent dans le rapprochement des sexes il n'y a qu'un pas à franchir. Cette hypothèse a évidemment été émise, mais aucune vérification réelle et scientifique n'a pu jusqu'à ce jour être nettement établie.

De nombreuses contradictions se font jour lorsqu'on examine la biologie des animaux abyssaux ou bathypélagiques et la fonction photogène ne semble pas plus que la pigmentation être toujours en rapport avec la vie de ces animaux. Les données de l'observation *in vivo* manquent le plus souvent à cause même du genre de vie de ces animaux, de l'impossibilité de les élever en aquarium et du fait qu'ils arrivent à la surface la plupart du temps en très mauvais état de conservation.

Nous sommes donc amené à considérer que la mer donne des possibilités très grandes à celui qui veut s'intéresser à l'étude de la bioluminescence. Mais ces facilités ne sont que relatives et la variété du matériel

ne compense point les difficultés qui attendent le chercheur en ce qui concerne la capture du matériel, sa conservation à l'état vivant, l'observation minutieuse de ses réactions lumineuses et sa bonne fixation histologique pour les études « post-mortem ». Nous reviendrons sur ces écueils au fur et à mesure de notre développement et nous ne les signalons ici que pour mettre en parallèle l'abondance des publications sur les Insectes lumineux d'examen relativement aisé et la carence de publications sur les Annélides lumineuses.

Il ne faut pas considérer que ces difficultés sont seulement inhérentes à la recherche du matériel ou à l'observation sur le vivant. Mais, même dans des conditions de laboratoire suffisantes, la variété des modalités de luminescence suscite souvent un nouvel obstacle à la recherche. Il est, en effet, curieux de constater que, si dans l'ensemble et d'après nos connaissances actuelles, une cellule ou un tissu spécialisés revêtent dans la presque totalité du règne animal une structure histologique à peu de choses près identique, il n'en est pas de même en ce qui concerne le « tissu photogène ». La fonction motrice est dévolue à la fibre musculaire et se manifeste, avec de faibles variations morphologiques et physiologiques, de la même façon chez l'Insecte et chez le Mammifère par exemple. La digestion revêt les mêmes modalités générales dans les divers Embranchements animaux. La fonction nerveuse l'une des plus complexes de la Biologie se fait à peu près suivant les mêmes processus et est l'apanage de tissus, de structure à peu près semblable, que l'on s'adresse à l'Insecte ou à l'Oiseau. La luminescence fait exception à la règle et on assiste à une foule de manifestations lumineuses, différentes les unes des autres, même chez des animaux très voisins. Pour ne citer que les Annélides qui sont l'objet de nos recherches nous avons pu observer au moins quatre modalités très différentes.

Enfin, nous devons signaler encore que la bioluminescence n'est pas nécessairement une production de l'animal mais peut être, dans certains cas, d'origine exogène. Cette luminescence est le résultat de la symbiose d'un animal et d'une bactérie photogène. Les travaux de PIERANTONI ont, nous le pensons, définitivement tranché la question en ce qui concerne du moins le *Microscolex phosphoreus* ANCIEN. D'après ce petit oligochète terricole dont les tissus seraient, d'après cet auteur, littéralement envahis par des bactéries lumineuses qui communiquent à l'animal leur luminosité. Dans d'autres cas il s'agit d'une infection microbienne passagère et bon nombre d'auteurs sont d'accord sur le fait que certains animaux et insectes en particulier ont été signalés comme luminescents à la suite probablement d'une infection par des bactéries lumineuses. On invoque souvent à ce sujet l'ingestion de mycelium de Champignons lumineux pour expliquer des cas de luminescence apparaissant chez des individus isolés dont l'espèce n'est pas habituellement douée de ce pouvoir. C'est le cas de certains *Myriapodes* pour lesquels la question n'a pas encore reçu de solution définitive, des Taupes-grillons

et d'autres Insectes dont certains spécimens se sont montrés lumineux d'une façon sporadique et dont on n'a parfois qu'un seul exemple dans toute la littérature. Ceci est confirmé par des constatations dignes de foi telles que celles relatant l'épidémie lumineuse ayant atteint le *Talitire* ou puce de mer qui n'est nullement lumineux en temps ordinaire.

Nous venons de voir malheureusement trop rapidement ce que la bioluminescence représente dans le règne animal. Il est impossible de s'adonner à l'étude de la bioluminescence sans se limiter au moins à un Embranchement, si grandes et étendues sont les possibilités de ce phénomène biologique.

C'est sur les conseils de notre maître le professeur J. TURCHINI que nous avons choisi le groupe des Annélides Polychètes pour lesquelles on trouve peu de descriptions et de recherches. Il eut été téméraire de vouloir résoudre, par cette étude, le problème sur lequel se sont penchés des quantités de chercheurs et de vouloir examiner dans le même groupe tous les exemples possibles, l'histologie, l'histophysiologie, la chimie et la physique de leur bioluminescence. De par notre spécialisation nous avons borné nos travaux aux examens histologiques le plus détaillés possible avec quelques incursions et hypothèses dans le domaine histophysiologique et histochimique. Ces examens complémentaires n'ont la valeur que de constatations trop superficielles que nous avons cru devoir effectuer au fur et à mesure de nos observations et qui pourront être approfondies ultérieurement avec plus de soin. Notre activité professionnelle nous retenant essentiellement dans la région méditerranéenne, ce sont les animaux que l'on peut trouver dans ces parages qui nous ont fourni l'unique matériel de nos recherches.

HISTORIQUE

Lorsqu'on recherche les notes et les publications concernant l'étude de la photogenèse chez les Annélides Polychètes, on s'aperçoit que, si la fonction lumineuse de certains de ces animaux est connue avec netteté, par contre l'étude histologique et histophysiologique des tissus générateurs de lumière a été peu approfondie.

Il faut, en effet, arriver à 1666 pour trouver, semble-t-il avec la VOYE, les premières relations de la luminosité des Vers marins et c'est la première publication à l'Académie de Paris « Lettres sur les Vers luisants dans les huîtres ». AUZOUT publie également la même année sur le même sujet dans les Mémoires de l'Académie de Paris. Ces deux auteurs signalent que ces Vers sont tellement abondants que ce sont les huîtres elles-mêmes qui paraissent produire la lumière.

Quelques auteurs tels que ADLER, VIANELLI et de NOLLET donnent, à peu près à la même époque, des descriptions de Néréïs lumineuses. Un peu plus tard, en 1771, FLAUGERGUES signale la luminescence des Oligochètes. Il faut arriver à QUATREFAGES pour avoir quelques précisions sur les espèces lumineuses de *Syllis* et de *Polynoës* qu'il trouve la plupart du temps sur des Algues de la Manche. En 1843, il publie dans les Annales des Sciences Naturelles sa « Note sur un nouveau mode de phosphorescence observé chez quelques Annélides et Ophiures ». Ses observations sont surtout d'ordre morphologique et ne sont évidemment pas orientés vers le domaine histologique. En 1872, un auteur P. PANCERI paraît s'orienter vers l'étude de la bioluminescence avec quelques observations, d'abord sur la « phosphorescence » des animaux marins (Poissons, Pinnatules et Beroës), ensuite avec des notes plus précises sur les Annélides Polychètes. C'est en 1875 qu'il publie « La luce et gli organi luminosi di alcuni Annelidi ». Il signale chez le *Chaetopterus varipodatus* Clap., la luminescence des tentacules, fait une distinction entre l'histologie des cellules lumineuses des parapodes aliformes et celle des autres organes. Il décrit les cellules lumineuses du tubercule et des parapodes abdominaux comme étant des cellules en forme de bouteille à contenu homogène, jaunâtre, analogue à la graisse (?) par leur solubilité dans l'alcool et l'éther. Chez les *Polycirrus*, il localise la luminescence aux cirres qui produisent, dit-il, une « décharge lumineuse », signalant le reste du corps comme étant également lumineux, il décrit les cellules

photogènes comme des glandes unicellulaires de forme ovoïde. Chez les *Odontosyllis*, il voit la luminescence vert émeraude se produire sur le dos et les cirres, aux dépens, là aussi, de glandes unicellulaires éparses sur le corps, et il note le fait fort intéressant que le contenu peut s'illuminer dans la cellule ou au dehors. Il établit ainsi la notion de luminescence intra ou extracellulaires. Chez les *Polynoës*, il voit les cellules hypodermiques en rangée épithélioïde mais, quoique notant le caractère intracellulaire de la luminescence, ne donne aucun détail sur les éléments photogènes.

C'est ensuite le tour du *Balanoglosse* où les cellules lumineuses ressemblent, pour lui, à celles du *Chaetoptère* avec un contenu formé de granulations brillantes. Cette publication se termine par une étude sur la luminescence d'un Lombric chez lequel la photosynthèse se fait au niveau du clitellum, sans autres précisions.

En 1882 et 1883, GREEF publie les résultats de ses recherches sur l'organe lumineux des *Tomopteris*, et plus spécialement sur l'organe rosetteforme auquel il attribue le pouvoir photogène.

D'URBAN W.S.M. dans une note intitulée « Phosphorescence of Syllis » (1884) indique seulement, qu'après une tempête il a constaté la présence de *Syllidiens* lumineux dont il ne donne ni l'espèce, ni la description, sur *Sertularia abietera*. Ces Syllis s'illuminent, d'après lui, seulement par excitation de l'alcool. Il ne paraît pas avoir poussé ses investigations plus avant.

Il faut arriver en 1885 avec Et. JOURDAN pour avoir des précisions plus nettes sur la structure des organes photogènes chez les *Polynoës*. A plusieurs reprises cet auteur publie les résultats de ses recherches sur l'histologie des élytres des *Polynoës* et paraît localiser la fonction photogène au niveau d'éléments spéciaux dont il donne une description assez sommaire.

C'est entre 1885 et 1887 que certains auteurs tels que RICHARD J. EMERY C., HUET M., MACE et surtout R. DUBOIS, publient des observations sur la « phosphorescence » des *Myriapodes* (Géophiles) et surtout des Insectes. Quoique ces publications paraissent sortir du cadre de notre travail, nous ne pouvons passer sous silence les découvertes de R. DUBOIS, car les conclusions qu'il a tirées et les démonstrations qu'il a faites sont encore aujourd'hui utilisées couramment par les chercheurs qui travaillent dans le domaine de la Bioluminescence. C'est à lui, en effet, que revient le mérite d'avoir débrouillé la question et créé les termes désignant les substances qui entrent inéluctablement dans les processus de l'émission de « lumière vivante ». Il a découvert et démontré l'existence des deux produits principaux la « luciférine » et la « luciférase » qu'il a isolés et avec lesquelles il a pu en présence d'Oxygène reproduire « in vitro » les phénomènes de bioluminescence. Ses travaux ont porté en grande partie sur les Pholades qui se rapprochent un peu de notre matériel de recherche, en tant qu'animaux marins. Ses travaux se pour-

suivent, d'ailleurs, avec l'étude de l'embryologie de l'organe lumineux du *Lampyre noctiluque* et de la « phosphorescence » des œufs du *Lampyre*.

Les recherches de MALAQUIN, en 1893, sur les Syllidiens font état de la luminescence de certaines espèces et en particulier des *Odontosyllis* dont il décrit les glandes pédieuses si importantes et des « bourrelets épidermiques » qui, bien marqués dans les espèces lumineuses, représentent, pour lui, l'élément photogène.

Signalant au passage un travail de A. WALTER sur un *Oligochète terricole* lumineux en 1909, nous arrivons aux travaux importants de F. KUTSCHERA et de FALGER, la même année, sur les organes lumineux d'*Acholoë astericola* Della Chiaje. Nous n'entrerons pas dans les détails des discussions de ces deux auteurs sur le sens de propagation de la lumière en avant ou en arrière du point d'excitation ou de section de l'animal, nous contentant de constater qu'ils sont parfaitement d'accord sur le siège de la photogénèse dans les élytres de cet animal, sur sa topographie au niveau de l'élytre, sur la coloration approximative de la lumière émise et sur la persistance plus ou moins longue du pouvoir photogène sur les élytres détachés du corps. KUTSCHERA a établi, d'après ses observations, une théorie sécrétoire de la luminescence d'*Acholoë astericola* Della Chiaje. Il décrit, en effet à la base de papilles hérissant la face supérieure de l'élytre, des cellules glandulaires à noyau riche en chromatine, dont la sécrétion lumineuse, se colorant par le mucicarmin, s'échapperait par le canal des papilles. Mais il ne peut affirmer la connexion entre ces éléments glandulaires et le canal papillaire et nous verrons au cours de nos observations sur les *Polynoës* ce qu'il faut penser de son opinion. Il semble que l'hypothèse de KUTSCHERA d'une sécrétion lumineuse et d'un processus extra-cellulaire soit en désaccord avec les observations, généralement admises, sur *Acholoë astericola* Della Chiaje chez qui on n'a jamais assisté à l'émission externe d'une substance lumineuse. Ces conclusions paraissent avoir été tirées par analogie avec d'autres recherches et, en particulier, celles de GIESBRECHT sur les *Copépodes*.

Il faut ensuite mentionner de 1917 à 1921 une série de travaux d'auteurs tels que GILDCHRIST et FRIEND et surtout les débuts en 1917 des études de E. NEWTON HARVEY sur la luminescence et sur la chimie de cette fonction. Ses études portent sur les substances lumineuses isolées à partir d'un Crustacé ostracode, le *Cypridina Helgendorffii* Müller.

Anna KREKEL fait en 1921, dans le Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie, une longue étude des téguments du *Chaetoptère* et de la valeur qu'il faut accorder à ces éléments tégumentaires dans les processus de photo-synthèse. Nous y reviendrons souvent au cours de l'étude du *Chaetoptère*.

Les recherches sur la bioluminescence paraissent recevoir une orientation nouvelle avec les recherches expérimentales des auteurs

tels que SKOWRON S., GATES G.E, et surtout en 1923-1924 de U. PIERANTONI et ses observations bien connues sur les Oligochètes lumineux. Quoique en dehors du cadre que nous nous sommes imposé, il est intéressant de noter que ces recherches arrivent à la conclusion d'une bioluminescence d'origine symbiotique du moins en ce qui concerne *Miscoscolex phosphoreus*. Pour PIERANTONI, c'est la symbiose du *Microscolex* et des bacilles lumineux qui confère à cet Oligochète son pouvoir lumineux.

Les dernières publications, à notre connaissance, qui terminaient le cycle des observations de la luminescence des Polychètes, sont celles de A. MEYER sur les *Tomopteridae* et, en particulier sur *Tomopteris anadyomene* nov. sp. Elles complètent les travaux de GREEF. L'auteur fait l'étude de la morphologie et du développement des pavillons néphridiaux d'où dérivent les organes rosettifformes considérés par cet auteur comme les organes lumineux des *Tomopteris*.

Nous terminerons cette longue énumération en insistant tout particulièrement sur les travaux très poussés auxquels se livrent depuis longtemps à l'Université de Princeton E. NEWTON HARVEY et ses collaborateurs. Ces travaux qui se poursuivent actuellement encore sont surtout orientés vers la chimie de la luminescence et on a pu ainsi prendre connaissance de certains résultats obtenus par ANDERSON RUBERT S. qui a obtenu la purification de la luciférine de *Cypridina* et une concentration deux mille fois plus grande que la concentration normale. Il n'est pas douteux que cette école ne nous apporte dans un temps plus ou moins lointain des précisions fort intéressantes sur les processus internes des réactions photogènes.

MATÉRIEL - EXPÉRIMENTATION

TECHNIQUES EMPLOYÉES

I. — MATÉRIEL

La recherche du matériel, ainsi que nous l'avons brièvement signalé précédemment, est une des difficultés maîtresses auxquelles on se heurte dans ces études. Commencées par de simples dragages dans l'étang de Thau, nos pêches ont dû bientôt s'étendre à la mer et s'adresser à un matériel de dragage plus important. C'est ainsi que, pour certaines espèces, nous avons dû embarquer souvent à bord des chalutiers faisant la pêche à dix ou vingt milles au large et trier, un peu au hasard, parmi tous les matériaux vaseux retirés par le chalut, ce qui nous paraissait à première vue digne d'intérêt. Ce premier tri grossier se complétait ensuite par une recherche plus minutieuse dans l'obscurité du Laboratoire. D'autres espèces ont nécessité l'utilisation de chaluts plus perfectionnés et le choix de fonds propices. C'est ainsi que les *Polycirrus* ont exigé des dragages par trente et cinquante mètres de fond dans la baie de Monaco et au large de Beaulieu; ces explorations ont été effectuées grâce au matériel océanographique mis à notre disposition par le Musée océanographique de Monaco.

Dans beaucoup de cas, les simples raclages d'Algues ou d'encroûtements revêtant les constructions portuaires, les prélèvements de débris de coquillages ou d'huîtres dans les parcs de culture, nous ont fourni un excellent matériel quoique assez réduit en quantité.

Habitat des diverses Annélides étudiées

Nous adopterons ici, pour l'examen des divers genres l'ordre systématique suivi dans la Faune de FAUVEL, sauf pour les Tomopteris, que nous avons cru bon de placer, à cause de leur existence pélagique, entre les Annélides errantes et les Annélides sédentaires.

ANNÉLIDES ERRANTES

1° *Aphroditidae* Savigny sensu stricto : *Polynoïnae* Grube (Sète-Monaco). — On les trouve fréquemment en toutes saisons sur toutes les Algues, les débris de coquillages, les encroûtements, les massifs de Tuniciers et à Sète en particulier sur les Huîtres de culture des parcs de Bouzigues.

2° *Syllidae* Grube (Sète-Monaco). — Assez répandus en tous temps on les rencontre à peu près sur tous les matériaux, Algues ramenées au chalut, vieilles coquilles, herbiers des fonds etc... Leur luminescence fulgurante s'éteignant rapidement rend leur capture assez difficile. Leur propriété très grande d'autotomie ne permet guère une observation soutenue ni une longue expérimentation.

3° *Tomopteridae* Grube. — Pélagiques, ces animaux, inconstants dans leur apparition sur nos côtes, ne peuvent se pêcher qu'au filet à plankton et à des profondeurs très variables. On trouvera plus de détails dans le chapitre réservé à ces animaux.

ANNÉLIDES SÉDENTAIRES

4° *Cirratulidae* Carus (Sète-Monaco). — C'est en été, principalement, sur les vieilles coquilles ou sur les Algues, que la manipulation en chambre noire révèle de grandes quantités de points brillants qui sont généralement des *Heterocirrus*. Malgré leur luminescence durable, leur taille exigüe et leur viscosité rendent leur capture malaisée et on a quelques difficultés à les détacher des Algues ou des cailloux qui les supportent.

5° *Chaetopteridae* Audoin et Milne Edwards (Sète). — Quoique signalé dans l'Étang de Thau, le Chaetoptère y est rare et nous n'avons jamais eu l'occasion d'en ramener malgré nos dragages multiples.

Nous en avons seulement rencontré dans les colonies de Tuniciers que ramènent les chaluts spécialisés dans la pêche au « violet ». Les tubes sont malheureusement très tourmentés et il est toujours difficile de détacher l'animal, très fragile, sans le déchirer et le traumatiser fortement.

6° *Terebellidae* Crübe (Malmgren rev.) : *Polycirrinae* Malmgren (Monaco). — En tous temps. Quoique signalés dans l'Étang de Thau par SOULIER, nous avons pu seulement en trouver dans des dragages effectués dans la baie de Monaco où les exemplaires en sont malgré tout assez rares. Le panache tentaculaire se détache très facilement du corps et les animaux paraissent perdre facilement, par le traumatisme du dragage, leur pouvoir photogène. Ils se trouvent par des fonds de trente à cinquante mètres sur les encroûtements des cailloux, les débris de coquilles et les tubes de Serpules.

II. — EXPÉRIMENTATION

L'étude histologique des organes lumineux nécessite une localisation précise de ces organes sur l'animal vivant. Cette localisation implique l'idée d'un examen à la loupe ou au microscope, des animaux, dans l'obscurité.

Le premier problème auquel il faut donner une solution c'est la conservation du matériel vivant, après la pêche. Travaillant normalement dans un laboratoire trop éloigné de la mer pour faire sur les côtes des pêches journalières, nous avons pensé, dès le début, à maintenir un élevage d'animaux lumineux dans des aquariums alimentés en eau de mer. Nous avons fait un certain nombre d'essais de bacs à circulation continue d'eau de mer à l'aide de siphons et de réservoirs. La survie des animaux n'a guère excédé 24 ou 48 heures. C'eût été parfois très suffisant, si, malheureusement, le pouvoir photogène n'eût subi une diminution beaucoup plus rapide. Des essais d'aération de l'eau de mer dans les aquariums, avec absorption du gaz carbonique, ne nous ont pas donné de meilleurs résultats. Des conditions biologiques infiniment supérieures nous ont été fournies dans les Stations de Biologie marine, où nous avons alors fait des séjours plus longs, nous permettant de réunir davantage d'observations sur le vivant. Mais, même dans ces conditions beaucoup d'animaux, privés de leur substratum habituel ou de leur nourriture courante, ont perdu rapidement leur pouvoir lumineux. Ainsi le Chaetoptère, plus ou moins traumatisé dans son tube au moment du dragage, ne survit guère plus de 2 ou 3 jours et meurt au bout d'une douzaine d'heures s'il est retiré de son tube; dans les deux cas la luminescence s'épuise très rapidement.

C'est donc seulement sur des animaux fraîchement pêchés ou conservés seulement un temps très court, que nous avons, le plus souvent au hasard des pêches, fait toutes les observations biologiques que nous exposerons en détail par la suite.

L'observation dans l'obscurité nous a amené dans les débuts à attendre la tombée de la nuit pensant qu'il existait peut-être un cycle physiologique de la luminescence. Dans aucun cas il n'est nécessaire de s'astreindre à cet horaire nocturne. Nous avons, en effet, rapidement constaté qu'il n'y a guère de relations entre le rythme jour-nuit et les possibilités d'émission de lumière. Une simple chambre noire ou une pièce suffisamment obscure permettent l'examen des animaux lumineux à n'importe quel moment de la journée.

Nous nous devons de signaler que les difficultés d'observation sont considérablement accrues, la plupart du temps, par la mobilité extrême et la très grande faculté d'autotomie de la majorité de ces animaux lumineux. Il est indispensable, à cause de cette mobilité d'établir tout d'abord, un dispositif d'immobilisation assez facilement réalisable

pour les espèces de grande taille et de taille moyenne. On creuse une cuvette, à la dimension de l'animal, dans de la paraffine ou de la cire et on recouvre d'une lame ou d'une lamelle bien fixée; pour les espèces plus petites on peut utiliser l'installation entre lame et lamelle avec une pression suffisante pour ralentir les mouvements mais évitant l'écrasement de l'animal observé. Il est ensuite nécessaire d'avoir à sa portée un dispositif d'allumage facile qui permette d'observer alternativement dans l'obscurité ou à la lumière, de façon à bien repérer les points précis d'émission de lumière.

L'animal étant bien centré sous l'objectif, on produit une excitation, généralement tactile, sur un point du corps choisi suivant les espèces et facile à atteindre; dès l'émission de lumière on fait l'obscurité permettant de déceler et d'observer à un grossissement choisi les points de production lumineuse. Ces divers temps d'examen doivent évidemment avoir un certain synchronisme et ce n'est généralement qu'après bon nombre d'essais infructueux sur des exemplaires divers qu'on arrive tout de même à surprendre le phénomène dans son maximum de précision et de puissance.

Nous signalerons pour mémoire qu'en aucun cas l'utilisation d'anesthésiques légers ne nous a donnés de bons résultats, l'émission de lumière étant vraisemblablement dans tous les cas sous la dépendance du système nerveux.

En ce qui concerne les excitations artificielles employées pour déclencher le processus lumineux, nous pensons inutile de les décrire en détails, maints auteurs s'étant déjà chargés de donner des précisions à ce sujet. Toutefois nous donnerons un aperçu sommaire des divers agents employés dans nos expériences.

1° *Excitations tactiles.* —

a) par attouchements dans l'eau ou à l'air libre, à l'aide d'aiguilles mousses ou aigües.

b) par sectionnement.

c) par dissociation ou écrasement à l'aide d'instruments ou entre lame et lamelle.

2° *Excitations par agents physiques.* —

a) par modification de la température, procédé que nous avons peu utilisé.

b) par action du courant électrique, généralement celui d'une pile de lampe de poche (3,5 volts). Nous avons, à cet effet, pour certains animaux particulièrement mobiles et vifs, fabriqué une petite cuve de paraffine, munie, en son fond, d'un conducteur électrique interrompu en un point. L'animal en place était maintenu par une lamelle lestée. Le contact du corps de l'animal sur les deux extrémités du fil au point de rupture, établissant la circulation du courant, ce dispositif, auquel

était adjoint un interrupteur, nous a permis, en même temps qu'il réalisait une immobilisation suffisante, l'observation des effets du courant sur la production de lumière. Nous ajouterons que pour des observations de durée relativement courte, il est préférable de ne point mettre d'eau de mer dans la cuvette, le dégagement gazeux dûs au phénomènes d'électrolyse, ne tardant pas à rendre toute observation impossible.

3° *Excitations par agents chimiques.* —

a) par action de liquides salins différents du milieu biologique normal ou de solutions salines de concentrations différentes.

b) par action des divers fixateurs histologique employés pour la conservation des spécimens.

III. — TECHNIQUES HISTOLOGIQUES

Si nous ouvrons un paragraphe spécial pour donner un aperçu des techniques que nous avons employées, c'est que toutes ne conviennent pas dans tous les cas et qu'on se heurte à des difficultés importantes tant pour la fixation que pour l'inclusion et, partant, pour la confection de coupes vraiment lisibles.

Les fixateurs habituels conviennent à certaines espèces, quoiqu'il soit prudent de faire toujours une courte fixation préalable avec du formol eau de mer à 10 p. 100. Cette « pré-fixation » nous a paru nécessaire pour éviter toutes les dislocations et les modifications topographiques qu'amène le changement brusque du milieu biologique normal dans un milieu fixateur quelconque. Nous laissons, en général, les animaux dans le formol — eau de mer pendant une demi-heure. Au bout de ce laps de temps, nous les fixons directement ou après lavage à l'eau courante, dans le liquide fixateur choisi. La fixation des Annélides, pour une bonne étude histologique, est en général obtenue au bout d'un temps très court. 24 heures sont un maximum et généralement 6 à 12 heures suffisent largement avec quelque fixateur que ce soit, car les tissus de ces animaux sont fragiles et délicats. Les fixateurs les plus lents les pénètrent très rapidement. Nous signalerons pour chaque animal le fixateur qui nous a donné les meilleurs résultats.

Après maints échecs et des essais très imparfaits nous avons été amené à établir également des points importants pour les opérations d'inclusion.

1° La déshydratation doit être menée très prudemment et les meilleurs résultats sont obtenus par des passages très progressifs dans les alcools de degré croissant.

2° Le xylol est exécrable pour amener les pièces en paraffine. Après une série d'expérimentations avec le sulfure de carbone, le tétrachlorure de carbone, le toluène et bien d'autres solvants, nous avons définitivement

adopté l'acétate d'amyle. En effet, l'acétate d'amyle peu miscible à l'alcool et surtout mauvais solvant de la paraffine ne donne pas une chasse brusque de l'alcool, comme cela se produit avec le xylol par exemple ; à l'étuve la paraffine pénètre lentement les pièces, évitant ainsi les courants de diffusion qui rompent les anastomoses cellulaires et disloquent les tissus, ce qui est fréquent avec les solvants habituels. Nous laissons donc les pièces séjourner un peu plus longtemps dans l'acétate d'amyle après le passage dans l'alcool absolu, et, également dans la paraffine à l'étuve en prenant la précaution pendant ce dernier temps, de changer souvent les bains de paraffine.

L'acétate d'amyle ne raccornit pas les pièces, permet de conserver la topographie intacte et présente, en outre, l'avantage inappréciable de pouvoir rester au contact des pièces pendant très longtemps sans les abîmer. A titre d'exemple, nous faisons remarquer que nous avons pu inclure des pièces déshydratées et plongées dans l'acétate d'amyle après 2 et même 3 mois de séjour dans ce solvant, sans aucun inconvénient ni pour la confection des coupes, ni pour leur coloration, ni pour la conservation de leur structure histologique.

Nous avons utilisé souvent, pour la recherche de l'appareil lumineux, la technique des coupes en séries. Accessoirement, et en particulier pour les Polynoïnoe, nous avons eu souvent recours à la technique de la microinclusion en gélose-paraffine de Chatton et Lwoff, pour pouvoir orienter plus facilement les élytres de ces animaux supports de l'organe photogène.

Sans vouloir faire une énumération fastidieuse et superflue de toutes les techniques de coloration que nous avons essayées, avec des résultats plus ou moins heureux, il nous paraît cependant indispensable, pour fixer les idées, de signaler celles qui nous ont permis de faire les meilleures observations.

a) *Techniques histologiques banales.*

1^o Hématoxyline-Eosine-Orange G qui donne d'excellents résultats pour la simple topographie.

2^o Hématoxyline-Eosine-Vert lumière (trichrome de Prenant). Cette technique nous a souvent permis une étude détaillée de la cytologie des éléments photogènes et montre avec beaucoup de netteté les cuticules, les ciliatures ou les autres différenciations cellulaires apicales qu'on rencontre très souvent dans les tissus et organes des Annélides.

3^o Hématoxyline-Fuchsine-Ponceau-Bleu d'Aniline (modification du Trichrome de Masson). Cette technique met en évidence, tout particulièrement, la distribution du collagène et souligne nettement les membranes basales et les différenciations apicales cellulaires.

4^o Muci-carmin. C'est une technique indispensable pour la mise en évidence de la mucigénèse et des mucus lumineux.

5° Bleu polychrome. Les phénomènes de métachromasie permettent grâce à cette technique de détecter les mucus et les mucigènes.

b) *Techniques histologiques spécifiques.*

Nous avons également utilisé quelques techniques d'imprégnations argentiques pour la détection du système nerveux et l'observation de ses rapports avec les organes photogènes. Les deux techniques que nous avons employées avec quelque succès sont :

1° La technique de del Rio Hortega au carbonate d'argent ammoniacal, qui nous a permis de déceler certains éléments du système nerveux.

2° La technique neuro-fibrillaire de Bielschowsky, modifiée par V. GROS au complexe d'argent ammoniacal, grâce à laquelle nous avons vu nettement, chez certains animaux, les connexions neuro-photogènes.

Les techniques mitochondriales de Regaud, d'Altmann, le Kull-Champy et les techniques de Cajal ou de Da Fano pour mettre en évidence l'appareil de Golgi nous ont rarement fourni des résultats appréciables.

c) *Techniques histochimiques.*

La recherche de certains composés organiques pouvant nous donner quelques indications sur le mécanisme de la photosynthèse nous nous sommes adressé dans bien des cas aux techniques histochimiques de base.

1° Recherche des Protides.

a) technique de Romieu à l'acide orthophosphorique.

b) technique de Derrien et Turchini au ferrocyanure de potassium et perchlorure de fer.

c) technique à l'alloxane en solution alcoolique.

2° Recherche des Lipides.

a) par l'acide osmique.

b) par le Soudan III

c) par la technique de Ciaccio.

Accessoirement, et malgré les conclusions auxquelles sont amenés tous les auteurs, nous avons voulu encore une fois essayer de détecter dans les cellules lumineuses la présence de l'ion P. Nous avons utilisé :

a) la technique de Cretin aux laques d'hématoxyline et d'urane.

b) la technique de Lilienfeld-Monti au réactif nitro-molybdique.

c) la technique d'Angeli au réactif chloromolybdique.

ANNELIDES ERRANTES

APHRODITIDAE Savigny s.s.

POLYNOINAE Grube

I. — MATÉRIEL

Nombreuses sont les espèces de Polynoës qui présentent à un degré plus ou moins important le pouvoir photogène. Dans nos régions on trouve assez fréquemment *Polynoë lunulata* Clap. espèce assez grosse et dont les élytres sont suffisamment importants pour permettre une étude assez poussée. A côté de cette espèce on rencontre *Harmothoë impar* Johnston plus rare et d'un examen moins facile et également *Acholoë astericola* Della Chiaje.

II. — RÉCOLTE

La récolte des Annélides lumineuses n'est, en général, pas chose aisée, car on ramasse beaucoup de matériaux divers et inutiles. Il est, en effet, difficile de différencier, à première vue, au moment de la capture, les espèces lumineuses de celles qui ne le sont pas. *Acholoë astericola* Della Chiaje se rencontre assez fréquemment dans la rainure ambulacraire des *Astropecten*.

Les dragages sur les chalutiers de pêche nous ont fourni ces Stellerides en quantité suffisantes pour quelques observations. Il suffit d'examiner les *Astropecten* récoltés, les uns après les autres, pour trouver un ou deux spécimens d'*Acholoë astericola* Della Chiaje. Mais cette espèce est très fragile et survit peu à la perte de son support biologique normal. C'est la raison qui a motivé l'abandon que nous en avons fait après avoir vérifié l'analogie que ce genre peut présenter avec les autres.

Les *Harmothoës* et *Polynoës* de toutes sortes se rencontrent en assez grand nombre dans les Algues qui poussent sur les parois des canaux et ports de Sète ou de Monaco. Elles vivent également sur les Huîtres

des parcs de Bouzigues et de Mèze, les coquillages vides, les encroûtements calcaires de tubes de Serpules que les fonds, au-dessous des parcs, fournissent en grande quantités.

C'est avec un racloir à filet que nous avons exploré les herbiers poussant sur les constructions portuaires immergées. Un mareyeur de Sète a bien voulu nous permettre de prendre place à bord de son embarcation pour aller examiner la faune annélidienne de ses parcs. Le matériel ainsi récolté doit être le plus tôt possible mis en aquarium à eau courante, car la pourriture des détritux de toutes sortes que l'on ramasse détruit rapidement la vitalité des spécimens dont le pouvoir photogène est ainsi considérablement diminué.

L'isolement des spécimens lumineux destinés à la détermination, à l'observation biologique et aux diverses expérimentations ne peut se faire, ainsi que nous l'avons déjà signalé, que dans l'obscurité soit naturelle après la tombée de la nuit soit artificielle en chambre noire. Là également, lorsque le matériel est assez abondant, il est parfois difficile de préciser l'animal qui a illuminé au milieu des autres. La luminescence spontanée étant insuffisante, il est nécessaire de provoquer les réactions photogènes en agitant vivement l'eau des aquariums ou des récipients contenant les animaux. Le contact des doigts, d'un instrument ou des animaux entre eux, amène le déclenchement du processus photogène et, en fixant le point où la luminescence s'est produite, on peut approximativement, après avoir éclairé, déterminer le spécimen lumineux. Cette recherche prend dans les débuts un temps excessivement long, et, il n'est pas rare de trier une pêche pendant 4 ou 5 heures pour isoler un ou deux spécimens lumineux. Toutefois, après un certain temps, on s'habitue assez bien à reconnaître les espèces lumineuses déjà vues, compte tenu de quelques erreurs inévitables dans ce domaine.

III. — EXPÉRIMENTATION ET OBSERVATIONS

Le terme d'expérimentation n'est peut-être pas celui qui convient le mieux car le protocole expérimental est très réduit quand on s'adresse à des animaux de taille relativement restreinte et surtout d'une faible vitalité dans les conditions biologiques que crée l'examen de Laboratoire.

Cette expérimentation se borne à constater les effets des différents excitants choisis sur la fonction photogène.

Avant de donner les résultats expérimentaux, nous devons faire d'abord une description aussi claire que possible de la luminescence et de son siège chez les divers animaux examinés.

Tous les auteurs sont unanimes sur la question du siège de la luminescence dans les genres *Acholoë*, *Polynoë* et *Harmothoë*. La photosynthèse se fait exclusivement au niveau des élytres de ces animaux. Certains auteurs ont également attiré l'attention sur la persistance assez longue

du pouvoir photogène des élytres détachés du corps, et FALGER a pu noter que des élytres isolés restent capables de s'illuminer par excitation électrique pendant 16 heures.

Nos observations ont porté d'abord sur l'illumination spontanée des animaux libres en aquarium. Signalons en passant la facilité extrême avec laquelle, lors des manipulations banales de préhension pour examen sous la loupe, ces animaux s'autotomisent ou se scindent en un ou

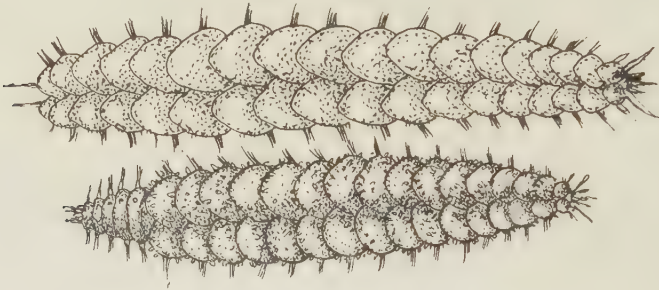


Fig. 1. — Aphroditidae, Polynoinae, Vue d'ensemble.

En haut ; Polynoë lunulata.

En bas ; Harmothoë impar (perte des élytres postérieurs).

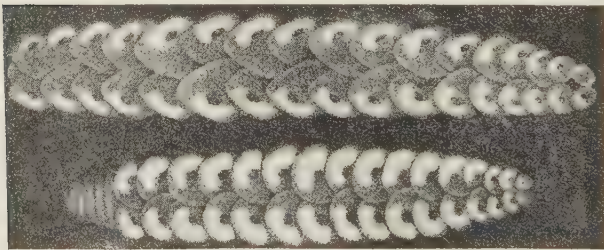


Fig. 2. — Illumination simultanée des élytres.

En haut ; Polynoë lunulata.

En bas ; Harmothoë impar.

plusieurs tronçons qui s'illuminent également. Nos premières observations valables ont justement porté sur un spécimen sectionné incomplètement par autotomie, qui émettait de la lumière chaque fois qu'un autre animal passait sur le point de section. Cette luminescence, semblable à celle qu'émettent spontanément des animaux sains, revêt l'allure d'éclats très rapides, fugaces et répétés, s'éteignant brusquement et siégeant soit sur les deux dernières paires d'élytres voisines de la blessure soit

sur les quatre dernières paires. Cette lumière, de coloration vert jaune, possède une très grande intensité et est très éclatante. Nous n'avons pu distinguer chez les animaux sains les élytres qui s'illuminent les premiers et il semble que dans ces cas tous les élytres prennent part simultanément à l'excitation et s'illuminent synchroniquement (fig. 1 et 2). Nous pouvons affirmer qu'en aucun cas nous n'avons vu de sécrétion lumineuse se répandre autour de l'animal. Pour observer utilement la topographie de la luminescence il est nécessaire de faire appel à une excitation produisant, à la demande de l'observateur, les éclats lumineux que l'on examine alors sous la loupe. L'excitation tactile suffit en général pour déclancher le processus lumineux, mais elle présente comme toutes les autres un inconvénient. Il est habituel que, trop fortement appuyée, elle aboutisse dans peu de temps à la chute totale rapide des élytres. C'est si on nous permet l'expression une « avalanche » d'élytres détachés du corps. La luminescence y revêt alors un autre aspect. En même temps qu'ils se détachent, ces organites s'illuminent, mais on n'assiste plus aux éclats successifs habituels. La lumière dans ce cas est continue, s'éteint progressivement et non plus brusquement, mais la durée de l'illumination n'excède guère une dizaine de secondes. Avec une excitation légère et souvent répétée on arrive également à la longue à la chute des élytres mais les diverses illuminations obtenues sur un même animal permettent une meilleure observation.

La lumière est émise quelle que soit l'espèce considérée, par une zone en croissant à pointes mousses, à concavité interne entourant l'insertion de l'élytrophore qui reste obscure. Mais les diverses espèces présentent des variations assez importantes de l'intensité lumineuse et de l'étendue du territoire de la luminescence. C'est ainsi que *Harmothoe impar* Johnston possède un large croissant lumineux embrassant dans sa concavité la portion postéro-externe de l'élytrophore et que *Polynoë lunulata* Clap. a par contre, une zone de luminescence réduite à un petit croissant en situation analogue par rapport à l'élytrophore (fig. 3 et 4). L'insertion de l'élytrophore ainsi que nous l'avons indiqué forme toujours une tâche sombre circulaire ou ovalaire, plus ou moins étendue selon les espèces considérées. La zone marginale de l'élytre et la zone antéro-interne restent également sombres et ne possèdent pas d'organes lumineux.

Jamais, lors des excitations tactiles, les instruments employés, aiguilles montées ou mousses, n'entraînent de substance lumineuse comme c'est le cas pour d'autres animaux que nous décrirons ultérieurement. On peut passer le doigt sur un animal sans avoir d'autre phénomène que la chute brutale et le plus souvent totale des élytres qui s'illuminent pendant un temps variable et s'éteignent ensuite.

Nous insisterons donc sur le fait que, macroscopiquement, l'illumination spontanée ou provoquée ne s'accompagne jamais d'émission de substance lumineuse.

Nous ne prendrons pas part dans les discussions de propagation de la luminescence à partir du point lésé. KUTSCHERA indique une propagation antéro-postérieure à partir du point d'excitation et signale d'autre part que la section de l'animal amène l'illumination de la partie postérieure alors que la partie antérieure reste sombre. Pour FALGER, à partir du point de contact, la luminescence s'effectue aussi bien en avant qu'en arrière.

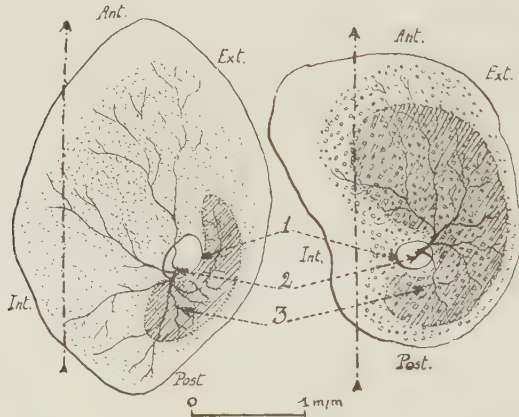


Fig. 3. — 1 : Élytrophore.
2 : Plexus nerveux (tronc sectionné).
3 : Zone lumineuse (hachurée).

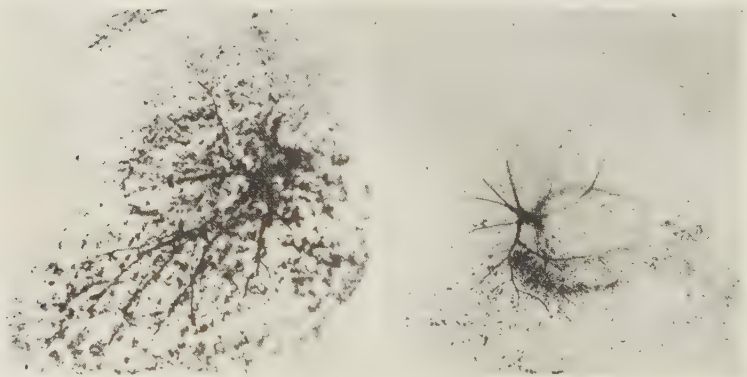


Fig. 4. — Élytres détachés, Imprégnation argentique, Plexus nerveux.
A gauche ; Harmothoë impar.
A droite ; Polynoë lunulata.

Malgré l'opinion de certains auteurs, en dehors de toute question de propagation en avant ou arrière, nous nous bornerons à affirmer qu'en aucun cas la zone de luminescence ne s'étend sur toute la surface de l'élytre et nos descriptions biologiques sur la topographie de la luminescence se trouvent confirmées par l'histologie des élytres.

Nous donnerons maintenant un aperçu des indications complémentaires que peuvent fournir les diverses excitations employées.

1° *Excitations tactiles.* — Nous venons de décrire sommairement les phénomènes que peut déclancher l'excitation tactile; la nature de l'instrument employé n'offre pratiquement aucun intérêt sauf peut-être que les pointes mousses moins traumatisantes permettent d'éviter davantage les phénomènes d'autotomie.

Dans les conditions biologiques normales il semble que ce soit également des excitations tactiles qui déclenchent les processus lumineux. Il n'est pas douteux que ces phénomènes lumineux soient une simple réaction de défense aux contacts extérieurs.

2° *Excitations électriques.* — Il est malaisé sur ces animaux d'expérimenter l'action du courant électrique, d'autant plus que les observations dans l'obscurité sont peu favorables pour ce genre d'expérimentation. Nous avons essayé avec un circuit normal sur le courant à 110 volts. Deux conducteurs servaient à « électrocuter nos animaux ». Mais l'importance du voltage et l'agitation des animaux rendent un tel procédé impraticable. Nous avons alors imaginé un appareil ainsi conçu : sur une lame de verre à préparations microscopiques on applique un fil de cuivre fin plusieurs fois replié et couvrant ainsi une surface assez importante; ce conducteur comporte évidemment deux extrémités assez longues pour être branchées sur un générateur d'électricité; on coule alors de la paraffine sur la lame de façon à ménager au centre une cuvette plus longue que large au fond de laquelle le conducteur électrique se trouve à nu; lorsque la cuvette a une profondeur suffisante on sectionne vers son milieu le conducteur et on soulève légèrement les deux extrémités ainsi obtenues. Le corps de l'animal est introduit dans la cuvette et maintenu soit par une lame soit par une lamelle lutée; il appuie ainsi par sa face ventrale sur les deux extrémités sectionnées du conducteur et établit le passage du courant. Il est facile d'installer un interrupteur simple sur un des deux conducteurs reliant l'ensemble à une source électrique faible; nous avons habituellement employé la pile de 3,5 volts de lampe de poche.

Ce dispositif, en immobilisant l'animal, permet une mise au point nette sous la loupe binoculaire et un examen relativement facile à l'obscurité. Les décharges électriques produisent dans l'ensemble un résultat analogue à celui que l'on obtient par des excitations tactiles importantes, à cette différence près que la chute des élytres est beaucoup plus tardive. En effet, si, avec un courant normal, le résultat, ainsi que nous l'avons

signalé, est brutal et aboutit, après une illumination totale et unique des élytres, à leur chute globale, le courant d'une pile de 3,5 volts produit une excitation beaucoup plus douce. On assiste alors à une série d'éclats brefs et très rapprochés chaque fois qu'on établit le courant. Si on laisse circuler le courant, cette série d'éclats devient plus importante mais elle se termine en fin de compte par une illumination continue et la chute des élytres qui restent lumineux un temps très court et s'éteignent ensuite progressivement. Ce résultat est également obtenu lorsqu'on fait subir à l'animal une suite un peu longue d'excitations séparées. Nous signalons, en passant, que très souvent, l'animal se scinde spontanément en deux portions après l'influence du courant électrique au niveau exact du point de contact du corps avec les extrémités du conducteur électrique.

En résumé, le courant électrique ne paraît pas modifier le processus de la photogenèse. Les phénomènes observés sont donc les mêmes que ceux obtenus par les excitations tactiles.

3° *Excitations chimiques.* — Il est très difficile de qualifier de chimiques les excitations que nous allons citer, car il semble que, quelle que soit la substance employée, le résultat soit le même. C'est donc un examen des réactions des Polynoës dans divers liquides que nous exposons ici.

Le changement de salinité, en plus ou en moins, ne paraît pas avoir une influence bien importante. Des Polynoïnae plongés dans de l'eau douce ou dans une solution saline à 20 p. 100, par exemple, commencent d'abord à s'agiter fortement, nageant rapidement en tous sens. Lorsque l'action de ces solutions s'accroît l'animal se contorsionne, et quelques élytres se détachent en s'illuminant. Mais dans ce cas l'illumination est irrégulièrement distribuée et l'animal meurt dans un état voisin de l'intégrité absolue. Ceci nous a paru un bon moyen pour avoir des exemplaires en bon état pour la fixation. Mais nous avons pu constater par la suite que ce seul passage rapide dans des liquides de pression osmotique différente de celle du milieu biologique normal amène des délabrements dans les tissus et des modifications profondes dans la topographie et l'histologie des organes internes.

Très différente est l'action des divers fixateurs employés lorsqu'on y plonge l'animal vivant. C'est alors, immédiatement en même temps que des mouvements désordonnés et brusques, une illumination fulgurante de tous les élytres y compris les petits qui recouvrent le prostomium, suivie de la chute rapide de tous ces organites qui tombent dans le fixateur en s'éteignant progressivement. L'étude de l'élytre en place est rendue de ce fait impossible et il est bon, lorsqu'on veut avoir des animaux entiers, de les anesthésier soit à l'eau chloroformée qui donne des résultats satisfaisants, soit en choisissant un des divers anesthésiques recommandés pour toutes les observations sur les animaux marins et dont l'énumération nous paraît ici hors de sujet. Lorsque l'animal est anes-

thésic, on peut alors le plonger sans inconvénients dans le fixateur choisi. Dans ce cas on n'a pas d'illumination des élytres ce qui fait apparaître de façon certaine la part que prend le système nerveux de ces animaux dans les phénomènes de photosynthèse.

Le chapitre de l'expérimentation ne saurait être terminé si nous ne citons les investigations auxquelles nous nous sommes livré pour constater à notre tour la durée de persistance du pouvoir photogène des élytres détachés du corps, particularité signalée et vérifiée par de nombreux auteurs.

Nous noterons d'emblée que nos premières expériences ont donné des résultats en contradiction absolue avec les conclusions des auteurs. En effet, commençant par la simple excitation tactile nous sommes allé jusqu'à la dilacération totale de l'élytre sans déclencher dans ces organites le moindre éclat lumineux. Opérant à plusieurs reprises et sur un matériel assez abondant nous avons pu quelquefois exciter le pouvoir photogène sur des élytres isolés. La question était de savoir pourquoi certains élytres répondaient, très vivement d'ailleurs, à l'excitation tactile et pourquoi la majorité restait obscure quelle que soit la violence de l'excitation. Les observations faites sur les élytres répondant à l'excitation nous ont permis de constater, après de multiples examens, que la pointe excitante maintenue en place était centrée sur la section de l'élytrophore « à la face inférieure de l'élytre ». Retournant alors tous les élytres sur leur face inférieure nous avons pu déclencher *chez tous* ce que nous pouvons appeler une réponse photogène, alors que toute excitation de la face dorsale ne donnait lieu à aucun phénomène. Nous verrons en fin d'étude les raisons de cette différence et l'explication que nous nous sommes cru autorisé à lui donner.

La vérification du temps de persistance du pouvoir lumineux ne nous a pas fourni de résultats bien nets. Les réponses photogènes sont très variables non seulement d'une espèce à l'autre mais également d'un élytre à l'autre chez le même animal. Certains auteurs ont signalé une persistance du pouvoir luminescent s'étendant sur 16 heures. Sans donner aucune conclusion aussi affirmative nous sommes en mesure de dire qu'on peut encore déclencher la photogenèse 10 heures après la rupture de l'élytrophore avec évidemment des variations très grandes selon les élytres considérés. Il semble que ces variations puissent être attribuées à une inégale utilisation des matériaux photogènes qui ne peuvent plus se renouveler après la rupture de l'élytrophore.

Signalons enfin les essais que nous avons faits pour mettre au point l'organogenèse des éléments photogènes. Les élytres sont des formations équivalentes aux cirres dorsaux classiques que l'on rencontre plus ou moins modifiés chez les Annélides Polychètes. Or, chez certains spécimens, nous avons pu voir, occupant des positions métamériques variables, quelques élytres de dimensions plus réduites que les autres. Il s'agissait en l'occurrence d'élytres en voie de régénération et nous avons pensé

que l'observation détaillée de ce processus pourrait nous fournir des indications supplémentaires sur le processus de photosynthèse. Trois expériences ont été successivement entreprises. Elles consistaient à élever dans des bacs à circulation constante d'eau de mer des *Polynoës* expérimentalement dépourvus de leurs élytres. Ceci nous aurait permis par des prélèvements échelonnés de suivre le développement de l'élytre et de l'appareil lumineux. Mais l'élevage de tels animaux s'avère très difficile pour des raisons diverses dont la plus importante est la fuite rapide de tels spécimens. Mis en bacs fermés et malgré divers dispositifs d'aération les animaux mourraient au bout de 4 à 5 jours dans un état tel que, même leur examen à ce moment précis, ne nous a permis aucune observation valable.

Ici se termine l'exposé des diverses expérimentations que nous avons effectuées ou tentées et qui sont loin d'atteindre ce que nous aurions voulu réaliser. La faute en incombe seulement à la fragilité, à la mobilité et à la faible survie des animaux dans les conditions de laboratoire que nous avons à notre disposition.

IV. — OBSERVATIONS HISTOLOGIQUES

Avant de décrire les éléments photogènes et de tirer des conclusions de nos observations, il nous a paru utile pour la facilité des exposés de créer un terme pour désigner les cellules productrices de lumière; nous les appellerons donc dorénavant les « photocytes ».

Les seules descriptions détaillées que l'on ait de l'organe lumineux des *Polynoïnae* ont été données par KUTSCHERA et par Et. JOURDAN avec d'ailleurs une très grande divergence d'opinions. Pour le premier de ces auteurs, le processus sécrétoire étant admis à priori, le pouvoir photogène est dévolu à des papilles situées sur la face supérieure de l'élytre. Ces papilles, en doigt de gant, dont il ne signale ni le canal central, ni le pore excréteur, sont, pour lui, en communication avec des cellules glandulaires formant un amas sous la cuticule chitineuse supérieure. Ces cellules, à gros noyau nucléolé, sécrèteraient un mucus qui, passant dans la papille, serait déversé au dehors dans l'eau de mer, où il deviendrait lumineux. Cette façon de présenter hypothétiquement la photogenèse chez les *Polynoïnae* va à l'encontre du fait que jamais l'observation seule ou l'expérimentation ne permettent de voir une émission quelconque de substance lumineuse. Il semble d'ailleurs que KUTSCHERA, rencontrant ces amas cellulaires à la base des papilles, ait édifié seulement une théorie par analogie avec ce qu'il savait exister chez d'autres Annélides lumineuses.

Et. JOURDAN paraît avoir eu une vue plus nette de la question histologique lorsqu'il décrit comme cellules photogènes des éléments épithélioïdes fixés par leur base sur la face inférieure de l'élytre. Il semble

que, par analogie également, il leur ait accordé une structure de cellules muqueuses déversant leur produit lumineux probablement à l'intérieur de l'élytre.

Plus tard, un troisième auteur, PANCERI, avait émis l'idée d'une action nerveuse intervenant dans la photogenèse. Voyant un plexus nerveux important, abondamment ramifié dans l'élytre, il avait émis l'hypothèse que la lumière serait une manifestation de l'activité de cellules nerveuses et de ce plexus.

Histologie de l'élytre. — Dans les diverses espèces étudiées l'élytre revêt un contour plus ou moins réniforme. La face supérieure montre des pigmentations variables qui permettent souvent de reconnaître les espèces à première vue. La face inférieure moins pigmentée montre, sur un élytre isolé, la section de l'élytrophore, généralement ovale, située excentriquement en bas et légèrement en dehors par rapport à l'axe du corps de l'animal (fig. 5). On doit distinguer dans un élytre les deux cuticules, supérieure et inférieure, et la cavité centrale.



Fig. 5. — Microphotographie d'une coupe d'élytre en place.
Position de l'élytrophore.

a) *Cuticule supérieure* : De nature chitineuse, elle présente en coupe des épaisissements de forme variable, ponctuations, verrucosités fermées ou ouvertes, condensations chitineuses incluses dans l'épaisseur de la cuticule, qui ne paraissent être autre chose que des ornements.

De distance en distance, et généralement plus abondantes sur le pourtour externe, il existe des papilles dont on a décrit des variétés multiples. Elles sont généralement d'aspect cylindrique plus ou moins verticalement dressées sur la face supérieure et se terminent soit par une extrémité mousse de même diamètre que le reste de la papille, soit par un petit renflement ovoïde ou sphérique.

Cette cuticule chitineuse, que le vert lumière et les bleus d'aniline colorent intensément, porte, étroitement plaqués à sa face inférieure,

les éléments qui lui ont donné naissance. Ce sont des cellules prismatiques juxtaposées en une seule couche épithélioïde et dont le noyau arrondi occupe une situation centrale. Sans entrer dans les détails de l'étude histologique que l'on pourra retrouver dans les nombreux travaux d'Et. JOURDAN, il est nécessaire de signaler que ces cellules sont le support du pigment qui donne à la face supérieure de l'élytre sa couleur particulière et ses dessins propres. Ce pigment est de nature mélanique et disparaît rapidement après l'action de l'acide chlorique suivant la technique de E. GRYNFELTT. Signalons toutefois que le pigment est moins dense au niveau de l'organe lumineux.

Il est indispensable au cours de cet exposé de préciser la valeur exacte des papilles décrites par KUTSCHERA comme étant les organes photogènes.

Tantôt digitiformes, tantôt légèrement renflées à leur extrémité distale, parfois filiformes, ces papilles sont généralement plus nombreuses sur le pourtour externe de l'élytre donnant parfois à la face supérieure un aspect villeux. Elles paraissent constituées par une très mince formation cuticulaire se prolongeant sur le point de départ de la papille avec la cuticule de la face supérieure de l'élytre. Le contenu est de nature protoplasmique et semble n'être formé que par les prolongements des éléments cellulaires groupés au nombre de trois ou quatre sous la cuticule supérieure à la base même de la papille. Ces éléments dans lesquels KUTSCHERA avait localisé le pouvoir photogène sont des cellules globuleuses, à noyau volumineux nucléolé et arrondi, à cytoplasme clair sans affinités tinctoriales particulières. En aucun cas ces éléments ne prennent les colorants spécifiques du mucigène ou du mucus ce qui suffit à infirmer l'hypothèse de KUTSCHERA. Par contre, des préparations traitées par la technique neurofibrillaire de Bielchowsky modifiée par V. Gros nous ont montré que le centre de la papille est occupé par une fibrille nerveuse qui se détache d'un tronc nerveux, pénètre au centre de la papille et se termine à son extrémité distale soit par une petite massue allongée, soit par une partie de même calibre que la fibrille elle-même. Les cellules basales de la papille sont pourvues dans leur cytoplasme de différenciations fibrillaires qui se colorent par la même technique en brun et que nous avons interprétées comme étant des neurofibrilles. Elles ont donc l'aspect classique de cellules nerveuses et forment un ganglion à la base de la papille. Nous sommes donc en présence d'un organe sensoriel simple dont nous verrons plus tard le rôle histophysio-logique.

b) *Cuticule inférieure* : Elle diffère de la précédente par plusieurs caractères. Les ornementations et les papilles ont disparu. Les cellules qui lui ont donné naissance sont dans l'ensemble moins pigmentées que celles de la cuticule supérieure. Enfin, sur la zone correspondante à l'organe lumineux elle donne appui aux photocytes formant l'organe photogène.

c) *Cavité centrale* : Elle est traversée, d'une cuticule à l'autre, par des fibres dont la nature réelle est encore loin d'être bien connue et que nous n'avons pas pu davantage préciser. Ces fibrilles paraissent s'attacher de part et d'autre soit à la cuticule correspondante, soit simplement prendre appui sur le pôle libre des cellules cuticulaires. Présentant un aspect homogène sur toute leur longueur, elles ne paraissent pas avoir d'affinités tinctoriales nettes quelle que soit la technique employée. Au niveau de l'élytrophore, les faisceaux de fibrilles semblent plus denses et sont orientés différemment. En effet, sur une coupe transversale passant au niveau du diamètre de l'élytrophore le faisceau de fibrilles prenant naissance sur la marge de la cuticule voit ses fibrilles diverger dans tous les sens et former ainsi un éventail dont les fibres se croisent par leur extrémité supérieure avec les fibres de l'éventail du côté opposé (fig. 6). Les observations pourtant nombreuses que nous avons faites dans ce but ne nous ont pas permis de voir si ces fibres possédaient un pouvoir contractile comme il serait logique de le penser et nous ne pouvons que leur accorder un rôle de soutien. Destinées à maintenir béante la cavité centrale, elles donnent appui aux éléments contenus dans cette cavité et en particulier aux faisceaux nerveux parcourant tout l'élytre.

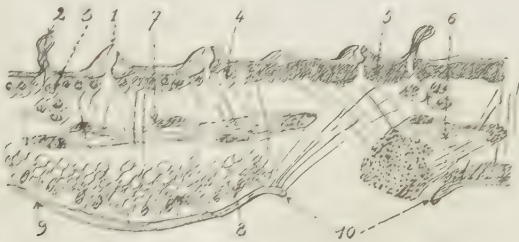


Fig. 6. — Coupe schématique d'élytre au niveau de l'élytrophore

1 : Verrucosité. — 2 : Papille sensitive — 3 : Cellules ganglionnaires.
4 : Cellules de la cuticule sup ; 5 : Cellules cuticulaires pigmentées ; 6 : Plexus nerveux (tronc) ; 7 : Rambeau nerveux et sa gaine ; 8 : Photocytes ; 9 : Cuticule inf. ; 10 : Section de l'élytrophore.

d) *Les Photocytes* : Les observations, qui nous ont permis de les découvrir de façon précise, ne sont pas dénuées d'intérêt et nous ne pouvons les passer sous silence. La plupart des auteurs, sauf Et. JOURDAN, ont décrit comme éléments photogènes des cellules siégeant immédiatement au-dessous de la cuticule supérieure de l'élytre. Les vrais éléments lumineux passent facilement inaperçus dans une coupe transversale d'élytre, car le territoire qu'ils occupent est assez restreint dans un certain nombre d'espèces. Une observation minutieuse sur le vivant et la technique des coupes en série des élytres permettent de déceler leur présence et leur siège précis sur la cuticule inférieure de l'élytre.

En effet, si on peut observer, à la loupe binoculaire, par la face supérieure, un élytre détaché du corps, pendant le court laps de temps où il reste encore lumineux, on remarque que la lumière émise est diffuse et qu'on voit par transparence les dessins pigmentés de la face supérieure. La conclusion qui s'impose est donc que la luminescence se produit à l'intérieur même de l'élytre. Cette recherche est d'autant plus difficile que le temps d'illumination est très court et nécessite un nombre considérable d'observations échelonnées.

Les coupes en série peuvent être exécutées soit sur un élytre entier et convenablement orienté, soit sur des fragments d'élytres prélevés au niveau du territoire lumineux et dépourvus préalablement dans la mesure où cette opération est possible, de toute trace de cuticule supérieure. Cette dernière manipulation se fait soit par grattage ce qui ne va pas sans abîmer les éléments cuticulaires, soit par incision sous la loupe à l'aide de fins ciseaux du pourtour de la cuticule supérieure et des fibrilles de la cavité centrale qui y sont attachées. On enlève ainsi des lambeaux de cuticule supérieure, ce qui facilite l'observation du massif cellulaire photogène et améliore la fixation ultérieure des éléments de l'élytre.

Les techniques de dépigmentation permettent en conservant l'élytre d'éliminer les surcharges pigmentaires rendant difficilement dans certaines espèces la lecture des coupes. A côté des techniques à l'eau oxygénée nous avons employé la technique de E. Grynfeltt à l'acide chlorique. Elle nous a donné d'excellents résultats et nous a permis ainsi de conclure à la nature mélanique du pigment élytréen.

La fixation des photocytes s'effectue assez bien par tous les fixateurs habituels. Nous signalerons pour mémoire que dès le début, devant les dimensions restreintes des élytres, nous avons employé avec des résultats variables, les techniques de microinclusion en gélose-paraffine de Chatton et Lwoff. Nous avons par la suite préféré la technique banale d'inclusion en paraffine avec quelques précautions dans le choix et le maniement des liquides déshydratants et surtout des solvants de la paraffine. L'inclusion nécessite un chauffage des moules (barres de Leuckart) de façon à éviter un refroidissement trop rapide de la paraffine et permettre ainsi une orientation parfaite des élytres.

Dans les coupes, colorées par la technique banale de l'hémalu-neosine, passant au niveau de l'élytrophore, on remarque la présence d'un territoire formé d'éléments plus hauts que les cellules avoisinantes, paraissant juxtaposées en rangée épithélioïde et correspondant à l'aire lumineuse de l'élytre. Ce sont les « photocytes ». Du côté de l'élytrophore, ces photocytes cessent brusquement; du côté opposé, ils se continuent par des cellules cuticulaires déjà citées, moins pigmentées et possédant quelques-unes des caractéristiques des photocytes. On constate également une diminution notable de la densité pigmentaire sur les cellules de la cuticule supérieure en face de la zone occupée par l'organe lumineux.

Logées dans une légère dépression de la cuticule inférieure qui forme à ce niveau une petite cuvette, les cellules lumineuses occupent, en coupe, une étendue plus ou moins importante selon l'orientation de l'élytre et l'espèce étudiée. Alignées en rangée épithélioïde sur une seule assise, elles sont hautes et leurs contours polygonaux sont facilement visibles dans des coupes obliques. Elles prennent appui par leur pôle basal sur la cuticule chitineuse inférieure et leur pôle apical est libre dans la cavité centrale de l'élytre. On peut admettre que la cuticule inférieure, à ce niveau, a été sécrétée soit par les photocytes qui auraient de ce fait une double polarité, soit encore qu'elle a été formée par des cellules épidermiques banales avant leur différenciation en photocytes.

Munis d'un noyau volumineux et ovoïde, allongé dans le sens du grand axe de la cellule, les photocytes sont séparés les uns des autres à la base par de petits espaces clairs où s'insèrent les trabécules qui occupent la cavité de l'élytre. Dans les coupes obliques ces espaces sont nettement visibles et l'ensemble revêt l'aspect approximatif d'un



Fig. 7. — Photocytes.

- 1 : Grains de sécrétion; 2 :
Noyau ; 3 : Cytoplasme basal ;
4 : cuticule inf.

carrelage irrégulier. Le pôle apical de ces éléments est nettement moins délimité; à ce niveau, les photocytes paraissent s'intriquer irrégulièrement les uns dans les autres et il est le plus souvent impossible de délimiter leur contour bosselé par la présence en cet endroit de gros granules arrondis ou ovoïdes que l'on ne peut interpréter autrement que comme des produits d'élaboration. Ces grains, excessivement serrés les uns contre les autres et parfois déformés par les phénomènes de pression réciproque, occupent, dans les photocytes, la presque totalité de la cellule bosselant ainsi le pôle apical où ils sont en nombre plus considérable. Une zone de cytoplasme basal, clair, variant entre 1 et 5 μ d'épaisseur contient des granules plus petits et paraît être le point de départ de leur élaboration. En effet, à partir de cette zone les granules ne cessent de croître et d'augmenter progressivement de la base au sommet où ils atteignent alors des dimensions variant de 1 à 5 μ de diamètre maximum. C'est également dans cette zone basale que siège le noyau nucléolé à chromatine assez abondante (fig. 7).

Les grains apicaux, dont la quantité masque le plus souvent le cytoplasme fondamental de l'apex cellulaire, représentent donc soit la substance lumineuse elle-même, soit le support organique de cette substance. Il était donc logique d'essayer de préciser leur nature histochimique en utilisant tout d'abord les diverses techniques de coloration histologique habituellement employées et ensuite des réactions histochimiques plus spécifiques appliquées à un grand nombre de pièces et à la suite de fixations diverses dans des conditions spéciales. Nous énumérerons donc les techniques utilisées en mentionnant les résultats plus ou moins satisfaisants qu'elles nous ont donnés.

Les colorations banales telles que l'hémalum-éosine, l'hémalum-éosine-orange G, le trichrome de Prenant, de Mallory et leurs variantes ne permettent pas d'attribuer une affinité spéciale de ces grains pour les colorants employés. Par l'hémalum-éosine ils sont teintés en rose plus ou moins foncé; dans le trichrome de Prenant, le vert lumière et l'éosine les colorent en un gris variable tantôt rosé tantôt verdâtre et la technique de Mallory donne sur eux une gamme de violets allant du bleu pâle violacé aux violets rouges. Aucune teinte nette n'a jamais été observée.

Nous avons alors fait intervenir les techniques de détection des protides, des lipides, du glycogène et des mucus.

a) *Protides*. — La réaction de Romieu à l'acide orthophosphorique ne colore que très vaguement les granules. Par la réaction xanthoprotéique une légère teinte jaune se développe à leur niveau insuffisante à motiver une affirmation. Les réactions telles que celle de Millon ou au réactif glyoxylique sont trop brutales et les coupes ainsi traitées disparaissent en très peu de temps sans que l'on puisse faire une observation quelconque. Seule la réaction à l'alloxane en solution alcoolique à 1 p. 100 donne une teinte rose franc qui permet de penser à l'existence de protides dans ces formations. Une confirmation nous a été fournie alors par l'application de la technique de détection des albuminoïdes de Derrien et Turchini : par l'emploi du tanin acétique et du perchlorure de fer, la réaction de l'encre se produit au niveau des grains et des grains seuls, qui prennent une belle teinte gris noir bleuté caractéristique des enclaves albuminoïdes.

b) *Lipides*. — Concurrément à ces techniques nous avons recherché les lipides et nous avons appliqué les techniques par fixation dans les liquides osmiés (Flemming, Benoît) par les vapeurs d'acide osmique et par la technique de Ciaccio.

Ces réactions pas plus que les colorations in toto d'élytres par le Soudan III ou le Scharlach R ne nous ont donné d'indications précises sur une composition lipidique franche.

c) *Glycogène*. — Les résultats ont été également négatifs avec le carmin de Best et les techniques à l'iode pour la détection du glycogène après fixations à l'alcool et au liquide de Dubosc-Brasil (Bouin alcoolique).

d) *Mucigène et mucus*. — Et. JOURDAN ayant décrit ces éléments comme cellules muqueuses, nous avons essayé les diverses techniques de détection des mucus et mucigènes. Le mucicarmine pas plus que les colorations par les bleus métachromatiques qui sont des colorations électives ne nous ont jamais montré trace de mucus au niveau de ces granules sécrétoires, ce qui infirme absolument les conclusions d'Et. JOURDAN.

L'ensemble de ces réactions, dont aucune ne nous montre de résultats spécifiques, nous fait penser qu'il s'agit probablement d'un complexe lipoprotidique dont l'analyse chimique est pratiquement impossible. Cette technique nécessiterait l'isolement exact des organes lumineux de chaque élytre et une abondance de matériel qu'il est pratiquement impossible d'obtenir.

Nos investigations ne se sont pourtant pas arrêtées là. Quoique les travaux de Raphaël DUBOIS aient démontré de façon indiscutable le mécanisme de la bioluminescence par l'isolement de la « luciférine » et de la « luciférase » et leur interaction en présence d'oxygène, il nous a paru intéressant de rechercher la présence d'autres éléments au niveau des grains sécrétoires.

C'est en particulier sur l'existence de phosphore dans les granules apicaux des « photocytes » que nous avons fait porter un certain nombre de techniques histochimiques. En aucun cas, après application des techniques de Cretin aux laques d'hématoxyline et d'urane, de Lilienfeld-Monti au réactif nitromolybdique et d'Angeli au réactif chromomolybdique, nous n'avons pu mettre en évidence la présence de l'ion P.

Nous signalerons également comme négative la recherche d'oxydases ou de peroxydases au niveau des granules considérés.

Tous ces examens histologiques des élytres des *Polynoinae* lumineuses ont été complétés par un examen également approfondi de coupes en série d'élytres d'espèces voisines non lumineuses, telles que *Lepidonotus Clava* Montagu et *Lepidonotus squamatus* Clap. dont les élytres sont dépourvus de tout matériel cellulaire rappelant en quoi que ce soit les éléments photogènes précédemment décrits.

Il était, en outre, nécessaire de mettre en évidence au niveau des photocytes les autres constituants morphologiques classiques de toute cellule vivante et d'établir également, dans la mesure du possible, les rapports des éléments photogènes avec les centres nerveux puisqu'il est démontré que, dans la plupart des cas, la production lumineuse est une réponse à une excitation extérieure.

Chondriome. — Nous avons donc mis en œuvre tout d'abord les techniques de détection du chondriome dont l'intervention dans les processus d'élaboration est démontrée de façon indiscutable dans la majorité des éléments glandulaires.

Les fixateurs du chondriome qui nous ont donné les meilleurs résultats, après de nombreux essais, sont ceux de Benoît et d'Altmann. Après coloration par le procédé classique d'Altmann à la fuchsine anilinée différenciée par l'acide picrique et celui de Regaud à l'hématoxyline, nous avons pu, à grand peine à l'objectif à immersion déceler, dans les photocytes, un chondriome fin et peu abondant. Il est formé par de très fines mitochondries peu nombreuses et difficilement colorables localisées au niveau de la portion basale de cytoplasme clair. Par contre, ce qui frappe d'emblée c'est la fuchsinophilie des granules sécrétoires qui prennent après la technique d'Altmann une coloration rouge intense. Cette fuchsinophilie va de pair avec une affinité très marquée pour l'hématoxyline dans la technique de Regaud. L'intensité de cette coloration enlève d'ailleurs toute possibilité de déceler la présence d'autres éléments chondriosomiques ailleurs que dans la zone basale de cytoplasme dépourvue de grains de sécrétion. Il semble que les images que nous ont fournies ces techniques puissent faire présumer de l'origine mitochondriale des formations sécrétoires apicales. En effet, on constate très facilement que graduellement les mitochondries très fines à la base de la cellule augmentent de taille au fur et à mesure que l'on se rapproche de la zone des grains. Leur taille atteint alors à ce niveau celle des plus petits grains de sécrétion que l'on puisse observer dans les photocytes. On peut même penser que les grains sécrétoires ne sont autre chose que des mitochondries augmentées de taille et conservant à la périphérie une coque mitochondriale. C'est cette coque qui se colore vivement par la fuchsine ou l'hématoxyline après les techniques de détection du chondriome.

Appareil de Golgi. — En ce qui concerne l'appareil de Golgi, les techniques de Cajal et de Da Fano, répétées un très grand nombre de fois sur un matériel assez varié et abondant, n'ont jamais mis en évidence l'existence de cet appareil, que ce soit à l'état concrété de canalicules anastomosés ou à l'état diffus d'écailles plus ou moins nombreuses comme on peut le rencontrer dans certaines cellules animales.

Système nerveux. — Il restait à examiner les rapports du système nerveux et de l'appareil lumineux. Déjà au cours des premières recherches que nous avons faites un peu par tâtonnements, pour localiser le tissu photogène, nous nous étions adressé à des techniques variées parmi lesquelles sans motif spécial, celle de del Rio Hortega au carbonate d'argent ammoniacal à chaud. Cette technique appliquée sur des élytres « *in toto* » mettait en évidence un agencement particulier de certains noyaux allongés, disposés les uns à la suite des autres, à des distances variables. Cet alignement de noyaux traçait, à partir de l'élytrophore, et, semblait-il, en plein milieu de l'élytre, une arborescence abondamment ramifiée dont les branches ultimes pouvaient atteindre la périphérie de l'élytre. A la suite de cette observation il était normal d'utiliser les techniques d'imprégnation argentique. Nous avons alors mis en œuvre,

après plusieurs essais infructueux, la technique de Bielschowsky modifiée par V. Gros au complexe d'argent ammoniacal, appliquée également sur des élytres in toto, ayant subi une fixation d'environ trois mois dans le formol neutralisé à 15 p. 100.

Après imprégnation par cette technique, on constate la présence dans l'élytre d'un plexus nerveux d'une grande richesse nettement

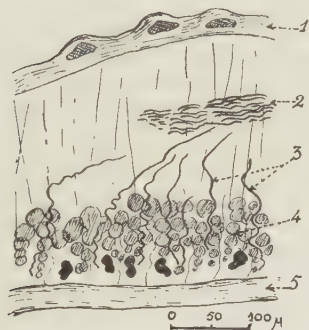


Fig. 8. — Innervation

1 : Cuticule sup.; 2 : Faisceau nerveux; 3 : Neurofibrilles; 4 : Photocytes; 5 : Cuticule inf.



Fig. 9. — Coupe d'élytre après imprégnation argentique.
La flèche montre une neurofibrille.

coloré en noir et reproduisant fidèlement les figures particulières vaguement indiquées par l'alignement de noyaux après la technique de del Rio Hortega. Partant de la section de l'élytrophore par un tronc important formé d'un faisceau de neurofibrilles, ce plexus est d'abord formé par des branches assez importantes rayonnant vers tous les points de l'élytre à partir du tronc de départ; ces branches se ramifient un certain nombre

de fois pour aboutir ensuite à de fins filaments nerveux qui détachent des collatérales formées d'une seule neurofibrille et aboutissent eux-mêmes à une neurofibrille terminale.

De telles préparations, vues à plat, sont insuffisamment démonstrative des détails de l'innervation au niveau de la zone lumineuse. Toutefois, la technique d'imprégnation paraissant donner toute satisfaction, nous avons opéré de façon différente pour effectuer une étude plus détaillée. Des élytres isolés ont été imprégnés par la technique de Bielschowsky et inclus ensuite en paraffine, empilés les uns sur les autres comme des pièces de monnaie. La coupe transversale nous a ainsi permis de préciser un certain nombre de points de détail. Dans les préparations ainsi obtenues, outre les deux cuticules chitineuses de l'élytre, on peut voir, sectionnés plus ou moins obliquement, les nombreux prolongements que le tronc nerveux envoie dans toute l'étendue de l'élytre. Au niveau des papilles digitiformes qui hérissent la face supérieure, certaines préparations montrent se détachant d'un rameau nerveux, une fine fibrille nerveuse qui pénètre au centre de la papille et se termine soit par une petite massue allongée à l'extrémité de la papille, soit simplement par une extrémité de même calibre que la fibrille.

Au niveau de l'organe lumineux, l'innervation paraît extrêmement abondante et nous avons été parfois bien gêné dans notre interprétation. Cette difficulté réside dans le fait que les fibrilles qui réunissent normalement les deux cuticules chitineuses sont également légèrement colorées en brun par le nitrate d'argent. C'est par un examen comparatif que nous avons pu localiser les neurofibrilles dont la coloration est plus franchement noire et mate que celle des autres formations qui présentent en outre un aspect plus brillant. Ces neurofibrilles paraissent pénétrer dans la cellule photogène et descendre par un trajet sinueux, entre les grains de sécrétion, jusqu'à la partie inférieure de la cellule; elles s'arrêtent par une extrémité libre au niveau de la partie basale du cytoplasme à la limite de la partie chargée de grains de sécrétion et de la partie dépourvue d'enclaves (fig. 8 et 9).

Quel que soit le mode de terminaison ultime de ces filets nerveux, l'organisation de ce plexus intra-élytréen nous permet de formuler une hypothèse au sujet des réactions photogènes et du trajet que suit l'influx nerveux à l'intérieur de l'élytre. Il n'est pas douteux que les sensations tactiles soient reçues au niveau de la face supérieure de l'élytre par les expansions digitiformes que nous ne pouvons interpréter que comme étant des papilles sensorielles. De là, les sensations vont, par un trajet centripète à travers le plexus, jusqu'à la chaîne ventrale et peut-être aux ganglions cérébroïdes représentant chez ces animaux le système nerveux central. En effet, on peut constater sur des coupes transversales en série d'animaux munis de leurs élytres que le tronc nerveux qui pénètre dans l'élytrophore provient de la chaîne ventrale. La réponse à cet influx centripète retourne à l'élytre par un trajet centrifuge et arrive

au plexus élytréen qui se trouve ainsi formé de fibres à trajet centrifuge et de fibres à trajet centripète ou, si l'on veut, de fibres sensorielles et de fibres motrices. La réponse à l'excitation atteint ainsi l'organe lumineux et déclenche les processus de photosynthèse. Il ne semble pas, d'après nos observations, qu'il existe un autre moyen de mise en œuvre de la luminescence et les réponses aux excitations physiques chimiques et tactiles semblent bien prendre naissance à partir d'une action directe sur les papilles sensorielles de la face supérieure de l'élytre.

Ce trajet de l'influx nerveux ainsi défini donne l'explication des échecs que nous avons eus dans nos essais d'illumination provoquée d'élytres détachés du corps. En effet, si l'on excite la face supérieure d'un élytre isolé, l'influx centripète arrive jusqu'au point de section du tronc au niveau de l'élytrophore et s'y arrête; il y a donc impossibilité de transmission au système central d'où pas de réaction photogène. Par contre, l'excitation de la surface d'autotomie de l'élytrophore agissant sur la section du tronc nerveux à ce niveau touche directement des fibres centrifuges d'où influx centrifuge et réponse par illumination immédiate, phénomène que nous avons relaté dans le chapitre de l'expérimentation.

Ainsi donc nous avons pu constater que les photocytes des *Polynoinae* lumineuses présentent l'aspect de cellules glandulaires, soumises à l'action directe du système nerveux, répondant par leur pouvoir de photosynthèse aux excitations exogènes.

Des examens successifs d'élytres prélevés sur des animaux préalablement anesthésiés et n'ayant pas illuminé, et d'élytres après épuisement de leur pouvoir photosynthétique ne montrent aucune variation appréciable de la morphologie des éléments photogènes, ni des granules sécrétoires dans lesquels il est logique de localiser les substances lumineuses.

Il s'agit donc d'un processus intracellulaire comme le faisait prévoir l'observation des animaux vivants. Le fait que le chondriome de ces éléments est peu abondant permet de penser qu'ils présentent une activité élaboratrice restreinte et donne une idée de la permanence des produits élaborés et de leur faible destruction au moment de la réalisation des processus lumineux. Ceci est au moins valable pour la luciférase dont on sait qu'elle joue un rôle analogue aux catalyseurs et qu'elle ne se détruit pratiquement pas. En ce qui concerne la luciférine, il faut admettre que les réactions histologiques ne la mettent pas en évidence et que sa destruction dans les granules qui lui servent de support ne laisse aucune trace histologiquement décelable. Sa destruction se fait donc « in situ » sans élimination du support ce qui confirme encore l'idée d'une photosynthèse intra-cellulaire.

V. — CONCLUSIONS

Dans l'ensemble les processus de photosynthèse apparaissent chez les *Polynoïnae* plutôt comme un processus de défense que comme un procédé d'attraction des individus entre eux. Nous n'avons pas constaté de variations saisonnières. La luminescence atteint le même degré d'intensité à n'importe quel moment de l'année et chez n'importe quel individu, de même que l'histologie des photocytes est identique en décembre ou en juin et chez tel ou tel individu de la même espèce. Ces caractères s'opposent à ceux que l'on rencontre chez les *Lampyridae*, par exemple, chez lesquels on connaît bien le dimorphisme sexuel s'accompagnant d'une différence énorme du pouvoir photogène et de la morphologie des organes lumineux. Cependant comme chez eux les processus sont intracellulaires revêtant toutefois chez les *Polynoïnae* un caractère de brièveté et de rapidité que l'on ne connaît pas chez les *Lampyres*. Enfin, chez les *Polynoïnae* comme chez les *Lampyridae*, l'organe lumineux détaché du corps s'illumine spontanément et la différence de durée de la luminescence ne peut être attribuée qu'à la différence de volume des tissus photogènes chez ces deux types d'animaux umineux cependant assez éloignés phylogénétiquement l'un de l'autre.

Syllidaë Grube

I. — MATÉRIEL

L'examen en chambre noire des paquets d'Algues et des débris de toutes sortes que l'on ramène, soit par raclage des rochers immergés, soit par dragage des fonds marins, nous a toujours montré, en dehors des espèces déjà décrites, une assez grande quantité d'Annélides très remuantes, très vives, disparaissant rapidement dans les moindres replis ou fissures et émettant une luminescence vert émeraude sous forme d'éclats brefs et rapprochés. La récolte et la détermination de ces animaux prélevés à l'occasion des observations dans l'obscurité, nous mit en présence de Syllidae déjà connus pour leur luminescence tels que *Odontosyllis fulgurans* Clap. ou *Odontosyllis ctenostoma* Clap. ou encore *Eusyllis*



Fig. 10. — Partie antérieure d'une Syllis : *Pionosyllis pulligera* Krohn.

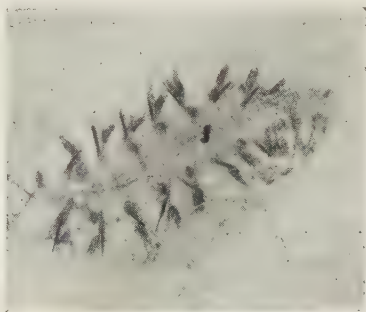


Fig. 11. — Fragment ant. d'*Odontosyllis* (glandes pédieuses).

assimilis Marenzeller (fig. 10 et 11). Ces animaux sont difficiles à capturer du fait de leur petite taille, de leur agitation rapide et de la brièveté de leur émission de lumière qui revêt parfois, à part la coloration, l'aspect de celle que l'on observe chez les Polynoinae. On doit les rechercher systématiquement et la meilleure façon de se les procurer consiste à isoler tous les exemplaires de Syllidae que l'on peut recueillir et de les soumettre ensuite à des excitations tactiles de faible intensité. On se rend ainsi compte de ceux qui possèdent un pouvoir photogène certain.

C'est à Sète tout d'abord que nous avons pu recueillir les exemplaires déjà cités. Après d'autres récoltes faites à Monaco nous avons pu observer sur le vivant et après fixation, inclusion et coupes, divers spécimens de *Odontosyllis ctenostoma* Clap., *Odontosyllis fulgurans* Clap., *Eusyllis assimilis* Marenzeller, *Pionosyllis pulligera* Kron, et enfin, à Monaco, *Syllis cirropunctata* Michel, cette dernière n'ayant pas encore été signalée comme luminescente ni dans les Faunes que nous avons consultées, ni dans le travail de MALAQUIN sur les *Syllidae*. Cette dernière observation nous a amené à penser que la détermination et l'étude systématique dans l'obscurité des *Syllidae* permettrait sûrement de mettre en évidence le pouvoir photogène d'un plus grand nombre d'espèces.

II. — RÉCOLTE

La capture, individu par individu, de ces espèces très remuantes, très petites et très rapides dans leurs mouvements et dans leur émission de lumière présente quelque difficulté. Elles sont généralement glissées dans les plis des Algues ou les fissures des cailloux ou les rugosités du support. La technique qui donne les meilleurs résultats consiste à racler les parois des installations portuaires ou les fonds d'herbiers. Les matériaux, ainsi recueillis, agités dans un cristalliseur plein d'eau de mer, en chambre noire, se ponctuent très facilement de points lumineux que l'on détache; une observation à la loupe binoculaire permet ensuite d'isoler du support l'animal générateur de lumière. Avec une certaine habitude on arrive rapidement à distinguer le mode de luminescence des Syllidiens de celui des autres Annélides déjà mentionnées.

Un deuxième procédé consiste à isoler toutes les Annélides contenues dans le matériel ramené par raclage. En abandonnant ce matériel pendant un certain temps, la pourriture des Algues fait sortir tous ces animaux et l'on peut alors trier les Syllidiens et les observer en chambre noire.

III. — EXPÉRIMENTATION ET OBSERVATIONS

A notre connaissance, la bibliographie ne comporte que peu de recherches expérimentales sur la photogenèse chez les *Syllidae*. On ne trouve que quelques notes signalant leur existence ou émettant des hypothèses sur leur luminescence. En dehors du travail de MALAQUIN sur lequel nous aurons à revenir, nous avons pris connaissance d'une communication de d'URBAN en 1884 qui, dans la revue *The Zoologist* sous le titre « Phosphorescence of Syllis », relate un phénomène auquel il a assisté et à l'occasion duquel il a observé sur des Algues rejetées en abondance par la mer une quantité innombrable de points lumineux. Ces points reconnaissent comme générateurs de petites *Syllis* qu'il n'a

pas déterminées et qu'il décrit comme vivant « enfermées dans un tube membraneux transparent » (?) adhérent aux Algues. Certains de ces vers avaient abandonné, dit-il, leur habitat et se promenaient sur les Algues. Je n'ai jamais vu pour ma part de *Syllis* enfermée dans un tube propre sinon peut-être habitant par hasard des tubes abandonnés par d'autres Annélides appartenant aux Sédentaires.

JOUBIN dans son livre « Éléments de Biologie marine » paru en 1928 cite également les Syllidiens lumineux tels que les *Odontosyllis* Clap. Il attribue la fonction photogène à des organes bien délimités situés à la base des soies locomotrices et réunis à des cellules à mucus. Ces organes dont il ne donne aucune structure nous rappellent par leur situation et leur délimitation les glandes pédieuses parfaitement circonscrites et tout particulièrement visibles sur les espèces lumineuses. Il signale que la luminescence de ces animaux paraît revêtir un caractère saisonnier et semble en corrélation avec l'activité sexuelle, les phases de la Lune et le lever du Soleil. Toutes ces variations, si elles existent, nous ont échappé et il nous paraît que les pêches que nous avons effectuées à des moments variables de l'année et des lunaisons nous aient toujours montré une égale puissance photogène de ces animaux.

Les premières observations que nous avons pu effectuer furent faites à Sète. Les *Syllis* occupaient des situations variables dans un mélange de coquilles et d'Algues ramenées pendant la nuit, par raclage des murs du canal de l'Étang de Thau à la mer. Les exemplaires petits nous permirent alors de voir seulement une analogie du processus d'émission de lumière par éclats fugaces répétés et de peu de durée, avec ce que nous pouvions observer sur les *Polynoës* présentes également dans la récolte. Il nous fut impossible à ce moment de provoquer la luminescence par excitation tactile et également de déterminer l'espèce des quatre exemplaires recueillis. Quelques jours après, au cours d'un prélèvement analogue au précédent, nous trouvions parmi une grande quantité de jeunes *Heterocirrus*, quelques Syllidiens lumineux. Spontanément ils émirent une belle lumière vert émeraude très brillante et les excitations tactiles ou le simple contact avec un objet étranger ou les parois du récipient les contenant déclenchait immédiatement le réflexe photogène. Nous constatons alors à cette occasion que l'immersion des animaux dans le liquide fixateur donnait également une réponse lumineuse ce qui nous permit de localiser approximativement le siège de la luminescence. L'animal étant placé sur une lame et mis au point à la lumière sous la loupe binoculaire, nous versons dessus une goutte de fixateur qui détermine le réflexe photogène. La luminescence se trouve ainsi observée plus facilement; elle est émise par des organes qui paraissent se situer au niveau de la racine des parapodes, à la base des cirres, de part et d'autres du corps, formant, comme nous l'avions entrevu dans la première observation, deux chapelets latéraux brillants. Il semble que les excitations répétées arrivent à épuiser le pouvoir photogène de l'exemplaire ainsi traité.

A l'occasion de l'examen d'Algues prélevées par raclage, nous avons isolé et examiné un exemplaire d'*Odontosyllis*. À la loupe binoculaire, au moment du prélèvement, on constate la présence de points lumineux localisés à la portion latérodorsale du métamère examiné. Les points s'éteignent instantanément; ils sont d'une belle couleur verte. Un exemplaire récolté en mauvais état, plus ou moins écrasé, montre au microscope, une légère luminescence verte, continue, au niveau du contour des parapodes et principalement à la partie postérodorsale. Or, on n'assiste jamais à une émission spontanée de substance lumineuse lorsque les animaux sont examinés en bon état.

A la suite de ces premières observations nous avons eu l'occasion de récolter à Monaco des exemplaires de *Syllis cirropunctata* Michel dont l'un, observé directement, s'illumine dans nos doigts par séries d'éclats vifs, courts et rapprochés, donnant une lumière vert émeraude très vive. A la suite de manipulations plus poussées nous avons abouti à une autonomie de l'animal dont la partie postérieure sectionnée s'est illuminée de façon continue. Cette portion reprise ensuite sous la loupe binoculaire est sectionnée en deux fragments avec une aiguille lancéolée. Cette section est immédiatement suivie d'une illumination de la partie postérieure. La luminescence de ce fragment forme deux bandes continues sur les parties latérales des métamères au-dessus des parapodes qui restent obscurs. En même temps, on assiste à une émission lente et continue de substance par la surface de section. Cette substance paraît être légèrement lumineuse soit d'une luminescence primaire due à la rupture de quelques photocytes, soit secondaire due à l'éclairement par les bandes lumineuses latérales signalées. La luminescence primaire vraie reste localisée aux deux bandes décrites précédemment et en aucun cas n'intéresse le métamère en entier.

Dans une autre série d'expérimentations portant sur *Odontosyllis fulgurans* Clap., après section de l'animal et excitations tactiles importantes on déclenche une illumination plus forte de la partie postérieure avec émission de substance lumineuse qui paraît avoir son siège maximum, sur les parties latérales des parapodes formant ainsi deux lignes lumineuses de part et d'autre de l'animal. La sécrétion ainsi émise, en assez grande quantité, probablement à cause de l'importance de l'excitation, se répand autour de l'animal et reste un instant lumineuse. On s'en rend mieux compte en agitant l'eau avec une aiguille autour de l'animal.

En résumé :

1° La luminescence spontanée ou provoquée par des excitations tactiles faibles se traduit par une série d'éclats très rapides et rapprochés de couleur vive vert émeraude et s'éteint brusquement. La série a une durée ne dépassant guère deux secondes. Dans ces circonstances, il ne paraît pas y avoir d'émission de substances lumineuses et la luminescence paraît se faire à l'intérieur même des « photocytes ».

2° Un procédé d'excitations plus fortes, suivi d'autotomie, et surtout la section expérimentale de l'animal, amène à la partie postérieure de la section une émission de substance lumineuse qui se répand autour de l'animal, en même temps que se produit une luminescence continue ou parfois intermittente, mais lente, sur les côtés des parapodes et formant dans certaines espèces une rangée continue sur la face latéro-dorsale des parapodes. La production de substance lumineuse se limite dans ces cas à la portion postérieure sectionnée. En aucun cas, la partie antérieure n'émet de sécrétion, même si elle réagit par des éclats lumineux de faible intensité à l'excitation faite.

La localisation exacte du tissu photogène s'avère impossible à la loupe binoculaire. Nous avons alors fait l'essai sur de nombreux animaux d'espèces diverses, sous le microscope. L'animal étant repéré sur une Algue, nous plaçons le tout en demi-obscurité sous le microscope et mettons au point au faible grossissement. L'excitation de l'animal par une aiguille montée ou une goutte de fixateur déclenche la luminescence. Le tissu photogène se montre alors comme étant constitué par une

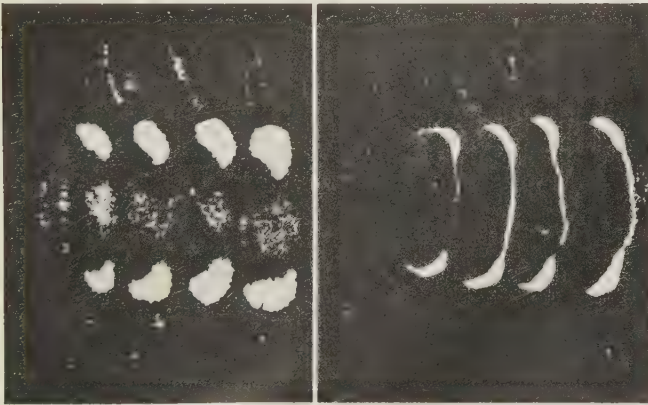


Fig. 12. — Illumination d'une Syllis par territoires séparés.

Fig. 13. — Illumination d'une Syllis avec pont lumineux dorsal.

multitude de ponctuations lumineuses situées latéralement au niveau d'un bourrelet au-dessus de la racine du parapode. Avec des variations assez sensibles pour chaque sujet examiné, l'ensemble du territoire photogène revêt grossièrement la forme d'un croissant épais à concavité antéro-interne. Chez certaines espèces plus lumineuses ou chez certains individus, de la corne interne part un prolongement fin médian, qui se dirige en dedans et va se réunir le plus souvent sur la ligne médio-dorsale avec le prolongement émis par le territoire opposé d'un même métamère.

Ces deux prolongements opposés peuvent parfois dans de nombreux spécimens rester séparés (fig. 12 et 13). D'autres exemplaires ont été examinés successivement sous le microscope au moyen de la même technique.

Il semble que la distribution des territoires photogènes soit soumise à de nombreuses variations au sein d'une même espèce, et que chez certains individus, tout le tégument dorsal soit pourvu de cellules photogènes. C'est ainsi que pour certains individus nous avons observé une luminescence toujours formée de points brillants, localisés à la base des parapodes sur un territoire correspondant aux glandes pédieuses, comme certains auteurs l'ont signalé. Chez un autre, au contraire, le territoire lumineux correspondait au bourrelet sus-parapodial comme le décrit MALAQUIN. Une de nos observations nous a mis en présence d'un individu dont la face supérieure des parapodes, seule, émettait de la lumière; dans ce dernier cas, la silhouette des parapodes était parfaitement dessinée, tout le reste du corps demeurant obscur.

À la suite de nombreuses excitations répétées sur le même animal, suffisamment fortes pour amener une photogénèse importante, mais assez prudente pour conserver l'intégrité de l'animal, il apparaît certain que la réserve de matériels lumineux s'épuise assez rapidement. Au bout d'un certain nombre d'éclats lumineux, la fonction photogène s'arrête et l'animal reste obscur quels que soient les traitements qu'on lui fasse subir. Nous avons à cet effet essayé, en dehors des excitations tactiles fortes et répétées, l'action du courant électrique d'une pile de lampe de poche, la dilacération des téguments et l'écrasement de l'individu et, enfin, l'action chimique des fixateurs. En aucun cas nous n'avons pu mettre en marche les processus lumineux et nous n'avons pas davantage pu observer de sécrétion lumineuse comme dans les cas d'excitations fortes. Ceci tend à prouver l'épuisement du stock de substances photogènes. Les animaux ainsi traités ont été fixés et inclus en même temps que d'autres dont on avait épuisé, à un degré moindre, le pouvoir photogène pour ménager leur intégrité morphologique. Ces derniers ont d'ailleurs manifesté une dernière réaction lumineuse dans le fixateur mais à un degré suffisamment faible pour penser que presque toute la réserve photogène avait été épuisée par les manipulations précédentes. Il eût été intéressant de voir comment pouvait se faire la reconstitution du matériel photogène et à partir de quels éléments histologiques s'effectue cette reconstitution. La facilité d'autotomie de ces animaux et les difficultés de maintien et d'élevage en captivité ne nous ont pas permis de mener à bien cette série d'expérimentations dont les premiers débuts ne donnent aucune indication à ce sujet.

De l'ensemble de ces observations portant sur une centaine d'individus, dont la plupart sont inutilisables pour une étude histologique, à la suite des manipulations effectuées, nous pouvons cependant conclure que ce sont les *Eusyllinae* qui présentent au maximum une fonction

photogène fermement établie. Parmi les *Eusyllinae*, les deux espèces d'*Odontosyllis* déjà signalées sont les plus caractéristiques; viennent ensuite par ordre de luminosité décroissante *Pionosyllis pulligera* Krohn et *Syllis assimilis* Marenzeller. Enfin, parmi les *Syllinae*, *Syllis cirropunctata* Michel est celle qui montre la plus petite étendue de ses territoires photogènes.

IV. — OBSERVATIONS HISTOLOGIQUES

Les exemplaires que nous avons examinés histologiquement ont été tout spécialement choisis parmi les individus paraissant les moins traumatisés par les manipulations et également parmi ceux qui avaient subi des excitations multiples dans le but d'éliminer au maximum le stock photogène et de voir ainsi, comparativement, les modifications morphologiques qu'ils pouvaient présenter.

De nombreux fixateurs ont été essayés et nous ont donné, pour la plupart, de bons résultats. Ce sont les fixateurs habituels tels que le liquide de Bouin ou le formol à 15 p. 100 ou des fixateurs cytologiques comme le Zenker, le Helly, le Tellyesniczky et le Flemming.

Les seules conclusions que nous ayons pu découvrir dans la bibliographie au sujet des organes lumineux des Syllidae sont celles de MALAQUIN qui attribue la fonction photogène à un bourrelet épidermique dont les « vacuoles muqueuses » seraient, pour lui, le siège de la luminescence. Ce bourrelet épidermique en rapport avec les glandes pédieuses n'existerait pas sur les espèces non lumineuses.

Nos premières observations ayant localisé les territoires lumineux au niveau de la base des parapodes et, par conséquent, en rapport avec les glandes pédieuses, nous nous sommes demandé si de telles glandes ne pourraient pas, dans les espèces lumineuses, être le siège de la luminescence. Cette hypothèse nous a été suggérée par le fait que les « vacuoles muqueuses » que MALAQUIN décrit comme étant les « photocytes » se retrouvant ailleurs que dans le bourrelet épidermique en des endroits qui ne nous avaient pas paru, dans nos premières observations, comme étant doués de pouvoir photogène.

D'ailleurs, bien que par traumatismes forts et répétés, on amène une exsudation de substance lumineuse chez ces animaux, la luminescence normale, spontanée ou provoquée par des excitations légères, se montre comme ayant un caractère intracellulaire et paraît incompatible avec la morphologie des « vacuoles muqueuses » décrites par MALAQUIN. Cet auteur admet en outre l'importance particulière des glandes pédieuses dans les genres *Odontosyllis* et *Pionosyllis* qui sont des animaux très lumineux. Il signale également que dans ces genres on peut les voir confluer sur la ligne médio-ventrale au-dessus de la chaîne nerveuse alors qu'elles sont beaucoup moins importantes chez d'autres *Syllidae*.

non lumineux ou faiblement lumineux tels que les *Syllinae*, les *Autolytae* et les *Exogonae*. Cette dernière constatation nous a encore incité à examiner histologiquement ces glandes et à essayer de voir quelle part on pouvait leur accorder dans la production de lumière.

Nous donnerons ici seulement une description sommaire des glandes pédieuses d'*Odontosyllis ctenostoma* Clap.

Ces glandes sont situées de chaque côté des métamères, de part et d'autre de la chaîne nerveuse, et le plus souvent au-dessus des faisceaux musculaires des parapodes. Dans certains cas, on trouve des lobules glandulaires entre ces faisceaux musculaires et dans quelques points on peut même les voir s'insinuant au-dessous de ces faisceaux. Nous n'avons jamais observé, même sur des coupes en série, dans cette espèce, une coalescence des glandes sur la ligne médio-ventrale. Ces glandes nettement individualisées par paires dans chaque métamère, ne montrent aucun point de continuité avec celles des métamères voisins.

Elles sont constituées par des amas de cellules que MALAQUIN décrit à juste titre comme présentant la forme générale de « larmes bataviques » et dont les dimensions sont si grandes que les coupes n'en peuvent montrer qu'une portion assez restreinte. Il est cependant facile de se rendre compte, sur des coupes en série, qu'elles atteignent une longueur variant entre 100 et 250 microns.

A ces cellules, étroitement appliquées les unes contre les autres, on peut décrire deux portions principales. Le corps de la cellule, allongé ovoïde ou piriforme, a une longueur variant aux environs de 50 microns et une largeur allant jusqu'à 20 microns dans sa partie la plus large. A ce corps fait suite ce que l'on pourrait appeler un canal excréteur, très long, occupant le reste de la longueur cellulaire et dont la largeur n'excède pas 1 micron dans ses portions les plus étroites. Ce canal chemine entre les corps cellulaires des éléments voisins plus haut situés, se dirige en dehors et en bas et se fraye un passage entre les cellules épidermiques pour s'ouvrir par un fin pertuis à travers la cuticule externe qui recouvre l'épiderme. Cette morphologie générale est valable pour tous les éléments de la glande, si on ne tient pas compte de leur contenu. Ce point nous a paru intéressant et nous essayerons d'en préciser la nature et la valeur histologique. Après l'action de fixateurs variés et des colorations spécifiques appropriées nous avons classé les cellules des glandes pédieuses en deux catégories nettement différentes l'une de l'autre tant par leur aspect que par la nature des éléments qu'elles contiennent. Les cellules les plus nombreuses, que nous pourrions appeler principales sont des éléments à fonction mucigène nettement établie. Elles montrent des stades sécrétoires très différents dans une même cellule. MALAQUIN, après CLAPARÈDE et JOURDAN, avait admis que les différents aspects de ces éléments ne sont que la traduction morphologique des divers stades de l'élaboration de mucus. On rencontre, en effet, des cellules peu colorables à noyau aplati dont le contenu filamenteux et clair se

colore métachromatiquement en violet par le bleu polychrome ou le bleu de toluidine. Elles montrent des filaments de mucus qui se colorent vivement en rouge par le muci-carmin. Ce ne sont que le résidu de la sécrétion cellulaire dont la plus grande partie a été éliminée. Par une triple coloration de Prenant on met en évidence d'autres cellules, qui peuvent montrer les diverses étapes d'une mucigenèse complète. La partie renflée, que nous avons appelée le corps, est occupée par un noyau irrégulièrement arrondi, légèrement excentrique et déjà déprimé en certains points par les produits d'élaboration. Autour de ce noyau, on observe une très grande quantité de granules irrégulièrement arrondis, de taille relativement petite, colorés en rose pâle par l'éosine et séparés entre eux par des travées cytoplasmiques plus claires à contours polycycliques anastomosées entre elles. Au fur et à mesure que l'on se déplace vers le col, la coloration rose de ces granules fait place à une teinte verte, d'abord pâle, puis de plus en plus vive dans les portions les plus éloignées de la zone basale. En même temps les granules augmentent de taille et les travées cytoplasmiques, perdant leurs anastomoses, se réduisent de plus en plus. D'autres éléments sont uniquement occupés par des boules assez volumineuses colorées en vert vif et séparées çà et là par des plages cytoplasmiques minces et rares.

D'après les connaissances que nous possédons sur la mucigenèse et qui ont été mises en évidence par les travaux de A. PRENANT, A. GUIEYSSÉ-PÉLISSIER, FILHOL et d'autres auteurs, il est facile de conclure que, dans ces cellules, les granules de prémucigène, prenant naissance dans la portion basale, subissent, en même temps qu'un mouvement d'antéropulsion, une transformation, d'abord en mucigène très colorable par le vert lumière, puis en mucus. Cette dernière phase s'effectue soit à l'issue des granules à l'extérieur par le pore excréteur, soit à la fin du cycle sécrétoire, à l'intérieur du corps cellulaire en même temps pour tous les granules. On rencontre d'ailleurs des images dans lesquelles le col, occupé à son extrémité distale par du mucus possède encore un contenu granuleux dans sa portion proximale profonde.

Parmi ces éléments, on peut observer d'autres cellules de même forme générale mais dont le contenu ne possède pas la même structure. Nous les appellerons cellules granuleuses. En effet, ces éléments sont occupés par une multitude de grains de sécrétion de dimensions variables, mais toujours plus petits que les grains de prémucigène des cellules principales. Ces granules se colorent uniformément en rose vif par l'éosine dans la coloration de Prenant, en bleu par le bleu polychrome et en violet intense par le violet de gentiane. C'est d'ailleurs grâce à la coloration de Flemming (Violet de gentiane — Safranine — Orange G) que nous avons pu les examiner avec le plus de netteté. Ces cellules montrent, siégeant au centre du corps piriforme, un noyau ovoïde sans traces de dépression malgré l'abondance des grains sécrétoires. Le col de la cellule, rempli par les granules, s'évase le plus souvent en une extrémité borgne fermée par la cuticule externe qui ne nous a pas paru présenter, à ce

niveau, de pore excréteur. Certains éléments, contenant des granules de petites taille, font penser à un stade plus jeune de leur élaboration. Dans aucun de ces éléments nous n'avons pu déceler d'images de transformation de ces granules en prémucigène, mucigène ou mucus. Ils paraissent arrivés au stade de complet développement et ne semblent pas subir, dans les cas que nous avons observés, d'autres modifications histologiquement décelables.

Nous signalerons, enfin, que la coloration de Flemming met en évidence un certain nombre de cellules dont le cytoplasme, dépourvu d'enclaves sécrétoires montre de très grandes quantités de corpuscules bâtonnoïdes plus ou moins recourbés en virgule, très colorables en violet par le violet de gentiane. L'allure bactérienne de ces éléments nous a fait penser à une infection par bacilles saprophytes exogènes dont le parasitisme aurait inhibé le pouvoir excréteur des cellules où ils vivent. On pourrait également penser à l'intervention de ces bactéries dans les phénomènes de photogénèse. Il semble, d'après nos connaissances actuelles sur la luminescence bactérienne, que l'on puisse écarter cette hypothèse, en tenant compte simplement du caractère continu et permanent de la lumière bactérienne en contradiction indéniable avec le caractère intermittent et volontaire de la luminescence des *Odontosyllis*.

Il était alors logique de supposer que l'une ou l'autre des deux catégories cellulaires pouvait rentrer en fonction pour la production de lumière. Cependant, le manque d'excrétion de substance lumineuse, lors de la luminescence spontanée, nous permettait d'écarter l'intervention des cellules muqueuses dont les coupes montrent très souvent le pore excréteur donnant issue à un champignon muqueux parfois volumineux. Il restait à préciser le rôle possible des cellules granuleuses. Des coupes dans des espèces de *Syllis* non lumineuses et vérifiées comme telles nous ont montré la présence de cellules granuleuses, peut-être en moins grand nombre. Mais le caractère réduit des glandes pédieuses elles-mêmes de ces espèces ne pouvait guère nous faire conclure de façon affirmative. Nous avons alors essayé la dissociation et la mise à nu des glandes pédieuses d'un animal vivant sous la loupe binoculaire. On sait en effet qu'un organe lumineux de *Lampyre* et, mieux, de larve de *Lampyre* chez laquelle il est plus localisé et nettement énucléable, lorsqu'il est isolé en milieu humide, et soustrait par conséquent à l'influence des manifestations volontaires du porteur, s'illumine de façon continue pendant 10 et même 15 heures. Ceci est dû au fait que les trachées restent béantes et permettent ainsi l'oxydation lente et permanente du complexe luciférine-luciférase à l'intérieur de l'organe. De même chez les *Polynoës* un élytre détaché du corps et ayant subi une excitation au niveau de l'élytrophore se met à illuminer de façon continue par un mécanisme dont nous n'avons pu surprendre les détails intimes, mais qui subsiste par le fait que la rupture de l'élytrophore ne permet plus l'arrivée aux photocytes d'un influx nerveux inhibiteur venant du système nerveux central du sujet.

On pouvait alors penser que si la luminescence provenait des glandes pédieuses leur isolement en milieu humide pouvait se traduire de façon identique. Des dissociations prudentes isolant les glandes pédieuses, des dilacérations de ces glandes avec séparation des éléments constitutifs ne nous ont jamais montré de luminescence, même chez des sujets très lumineux spontanément. La question des cellules granuleuses et des cellules à formations bactéroïdes est donc restée sans solution puisque n'étant certainement pas en rapport avec la photosynthèse.

C'est à la suite de ces observations sur les glandes pédieuses que nous avons découvert l'étendue très particulière et la localisation précise des territoires photogènes sur d'autres spécimens. Dans ces cas, les parties lumineuses ne présentant aucun rapport avec les glandes pédieuses, nous avons coupé en totalité les *Syllis* lumineuses après fixation et inclusion en paraffine.

Si l'on considère le tégument externe des *Syllidae*, on peut le décrire de la façon suivante : il est constitué par une assise de cellules prismatiques hautes, reposant par leur pôle basal sur une vitrée peu nette qui, après les colorations spécifiques, se montre davantage comme un feutrage de fibrilles collagènes que comme une membrane basale nettement différenciée. Elle peut d'ailleurs faire défaut en certains points. Le cytoplasme de ces éléments est fortement fibrillaire, les fibrilles étant orientées suivant le grand axe de la cellule. Ces fibrilles paraissent s'arrêter au niveau du tiers inférieur de la cellule et s'écarter latéralement ménageant ainsi une zone de cytoplasme clair plus ou moins vacuolaire dans laquelle prend place le noyau. Ce noyau, irrégulièrement arrondi, occupe une situation approximativement la même dans tous les éléments. Il est formé de chromatine finement granuleuse, distribuée sans ordre spécial dans son étendue. La partie apicale de ces éléments montre une différenciation cuticulaire probablement de nature chitineuse formant une couche continue protectrice sur toute la surface de l'épithélium ainsi constitué. Cette cuticule chitineuse est plus ou moins ondulée ou rétractée par les fixateurs. Quelques rares cellules muqueuses colorables par le mucicarmine sont distribuées au milieu des éléments de soutien ; elles sont un peu plus nombreuses au niveau du bourrelet sus-parapodial signalé par MALAQUIN.

Dans l'épithélium tégumentaire des Syllidiens lumineux, on observe la présence d'éléments nouveaux localisés tout spécialement au niveau des territoires photogènes. Ces éléments appartiennent à deux catégories cellulaires de morphologie très différente.

Ce sont tout d'abord des cellules granuleuses en forme d'amphore dont la situation par rapport à la hauteur épithéliale présente des variations appréciables que nous examinerons par la suite.

Leur noyau arrondi à chromatine finement granuleuse, nucléolé, est situé dans la zone basale ou parabasale à des hauteurs différentes selon la situation de la cellule elle-même. La taille des cellules est égale-

ment différente; tantôt arrondies et petites, elles paraissent localisées dans une position sous-cuticulaire et leur noyau basal se trouve à mi-hauteur de l'épithélium; tantôt plus grandes et plus irrégulières, elles occupent la presque totalité de la hauteur épithéliale; enfin dans un dernier stade, leurs dimensions sont celles des cellules épithéliales et leur noyau prend place au même niveau que celui des éléments principaux de soutien. Le contenu cellulaire est entièrement constitué par des granules arrondis de dimensions variables. Serrés dans les cellules de petite taille où ils forment presque une grosse flaque éosinophile, ils ont tendance à s'écarter les uns des autres au fur et à mesure qu'augmente la taille des éléments qui les élaborent. Dans les plus grosses cellules, ces granules occupent toute la surface cellulaire jusqu'au voisinage immédiat du noyau dans le cytoplasme basal où ils paraissent cependant moins nombreux. Leurs caractères de colorabilité sont nets : par les techniques habituelles, ces granules sont fortement éosinophiles comme dans la coloration à l'hémalum-éosine ou le trichrome de Prenant; ils se teignent en orange par le trichrome de Mallory. Les quelques techniques histochimiques que nous avons essayées et dont nous ne ferons pas l'énumération ne nous ont donné aucune précision sur la nature chimique de ces formations. Nous signalerons seulement, pour les différencier des vacuoles muqueuses, qu'aucun des colorants spécifiques du mucus, le muci-carmin en particulier, ou du mucigène ne teignent ces corpuscules (fig. 14).

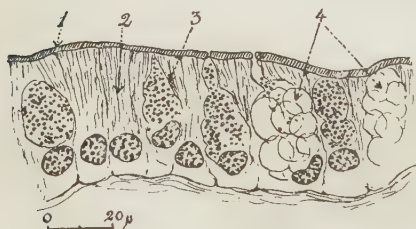


Fig. 14. — Epithélium de syllidien lumineux.

1 : Cuticule; 2 : Cell. de soutien; 3 : Cell. granuleuse ; 4 : Cell. à boules.

A côté de ces éléments on constate la présence d'autres cellules à contours irréguliers dont la forme générale rappelle celle des précédentes. Elles sont piriformes, boursoufflées, à corps volumineux se réduisant de dimensions à mesure qu'on se rapproche de leur pôle externe. Dans les coupes les plus favorables, on peut constater qu'elles se terminent par un fin canalicule qui, traversant la cuticule chitineuse, s'ouvre à l'extérieur par un pore excréteur très réduit. Le corps cytoplasmique paraît être déformé par de gros éléments à affinités tinctoriales peu nettes, séparés par des tractus cytoplasmiques très visibles, si bien qu'on pourrait

croire, à première vue, se trouver en présence de grosses vacuoles empiétant les unes sur les autres. Mais en faisant varier la mise au point et grâce à des colorations plus poussées, on arrive à reconnaître qu'il s'agit de boules arrondies, de dimensions irrégulières, probablement de nature sécrétoire. Ces formations remplissent en totalité le corps cellulaire. Le noyau dont la chromaticité paraît augmentée par rapport aux noyaux voisins et dont la taille paraît au contraire réduite, occupe

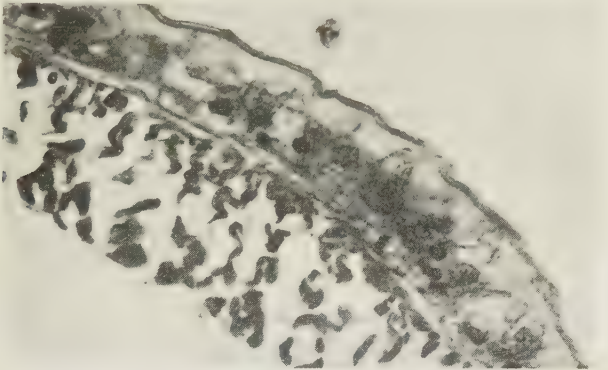


Fig. 15. — Microphotographie d'épithélium de *Syllis lumineuse*, (cell. à boules, cell. granuleuses).

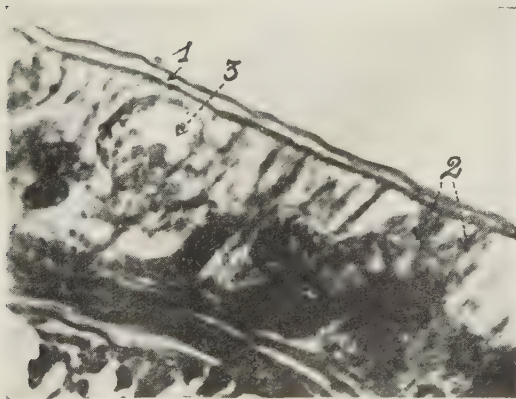


Fig. 16. — Même prépa. : Fort grossissement.
A gauche ; cell. en voie de transformation.
 1) Cuticule — 2) Cell. granuleuse — 3) Cell. à boules

des situations variables dans la partie basale de la cellule. A ce niveau, et dans tous les éléments identiques, il acquiert une forme incurvée à concavité externe. Dans d'autres cas, il est situé dans une portion paramédiane du corps cellulaire et devient alors irrégulier, présentant des dépressions de contour circulaire dues à la pression exercée sur lui par les grosses boules cytoplasmiques en contact étroit avec sa membrane (fig. 15 et 16).

La répartition de ces deux catégories de cellules, sur le tégument externe, nous a permis de leur attribuer un rôle essentiel dans les processus de photogenèse. En effet, si l'on considère, d'abord dans un même animal lumineux, la situation de ces cellules, on constate qu'elle correspond parfaitement aux territoires lumineux observés sur le vivant. En outre, en établissant la comparaison entre les diverse espèces lumineuses, on peut préciser le fait que ces cellules sont moins nombreuses dans les espèces douées de faible luminescence, telles que *Syllis cirropunctata*

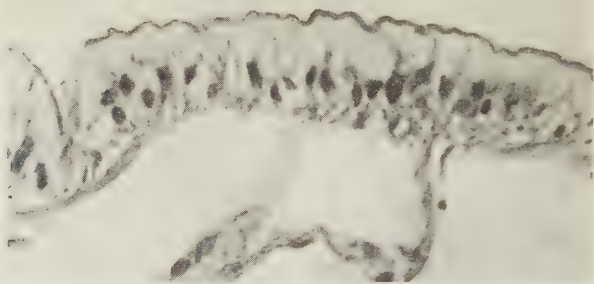


Fig. 17. — Épith. de *Syllis* non lumineuse. Absence d'éléments particuliers.

Michel, que dans les espèces très lumineuses comme *Odontosyllis fulgurans* Clap... Les territoires tégumentaires abdominaux chez cette dernière, montrent un nombre important de ces éléments, alors qu'ils sont inexistant chez *Syllis cirropunctata* Michel et faiblement représentés chez *Pionosyllis* Krohn. Enfin, le tégument des *Syllis* dont on a constaté l'absence totale de fonction photogène ne présente pas ces catégories cellulaires à l'exception des «vacuoles muqueuses» de MALAQUIN qui, elles, sont réellement mucipares (fig. 17).

Après de telles constatations il était normal de penser que au moins l'une de ces deux catégories cellulaires, sinon les deux, devait jouer un rôle dans les processus photogènes. Mais il était plus difficile de préciser lequel de ces deux éléments possédait réellement le rôle photosynthétique. De nombreux essais de diverses techniques de coloration ne nous ayant donné aucune précision, nous avons fouillé davantage des préparations d'animaux normaux bien fixés et colorés par la technique de Prenant ou simplement l'hémalun-éosine-orange G.

Examinant en détail toutes les cellules à boules que contenait le tégument externe des coupes « in toto » d'espèces diverses, nous avons pu, à plusieurs reprises, faire la constatation suivante : dans bon nombre d'éléments du deuxième type cellulaire que nous avons décrit on voit nettement accolés, soit à la membrane cellulaire, soit à la périphérie des boules sécrétoires, des granules éosinophiles en tous points semblables à ceux des cellules granuleuses. Ils occupent des situations diverses dans la cellule, mais se voient le plus souvent contre la membrane. Leur présence dans les éléments à boules suggère la possibilité de deux stades différents d'un même élément.

Nous avons pu confirmer cette hypothèse par l'examen histologique d'animaux dont la luminescence avait été épuisée par une longue série d'excitations prudentes. C'est sur *Pionosyllis pulligera* Krohn à Sète et sur *Odontosyllis ctenostoma* Clap. à Monaco que ces essais ont été effectués. Par des excitations tactiles tout d'abord, nous avons déclenché sur ces animaux une production successive de séries d'éclats jusqu'à ce que aucune réponse photogène ne corresponde à ces excitations. Chez certains de nos sujets ainsi expérimentés nous avons complété l'épuisement soit par immersion dans l'eau douce, soit simplement par immersion dans le fixateur. Chez d'autres, nous avons utilisé la technique déjà mentionnée de la section répétée jusqu'à ce que les fragments obtenus ne donnent plus de réponse, que ce soit par excitations mécaniques, que ce soit par immersion dans un liquide fixateur. Signalons que dans ce dernier cas, les animaux, ayant subi des manipulations très traumatisantes, présentaient à la coupe des lésions des téguments telles qu'il a été impossible d'en tirer une conclusion.

C'est donc seulement dans le premier cas, considérant l'épuisement du stock photogène comme presque complet, que nos examens nous ont donné des résultats appréciables tout en conservant chez les animaux ainsi traités des téguments sains, bien fixés et d'une lecture nette après coloration. Dans ce cas, la quantité de cellules à boules est plus importante que chez un autre animal, alors que le nombre des cellules granuleuses est nettement diminué. On se rend très bien compte que c'est la transformation des cellules granuleuses qui est à l'origine de ce nouvel aspect. C'est dans ces préparations que l'on rencontre au maximum des cellules à boules contenant encore des granules éosinophiles. Tout se passe comme si l'importance et la fréquence des excitations avaient déclenché

un fonctionnement précipité des processus de photogenèse et que le stock entier des granules n'ait pas eu le temps de subir entièrement sa transformation en boules volumineuses (fig. 18 et 19).

Si, comme nous allons le voir par la suite, cette transformation est à l'origine de la photogenèse, on peut également penser qu'elle se fait par étapes successives dans une même cellule, donnant ainsi cet aspect particulier d'éclats lumineux vifs et rapprochés, chacun d'eux correspondant à la transformation d'un lot de granules intracellulaires.

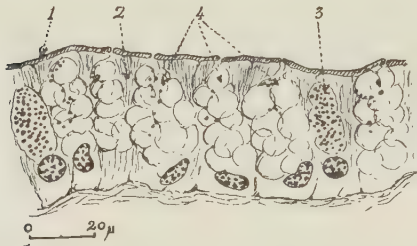


Fig. 18. — Epithélium de Syllidien lumineux après épuisement du pouvoir photogène. 1 : Cuticule ; 2 : Cell. de soutien ; 3 : Cell. granuleuse ; 4 : cell. à boules avec granules.

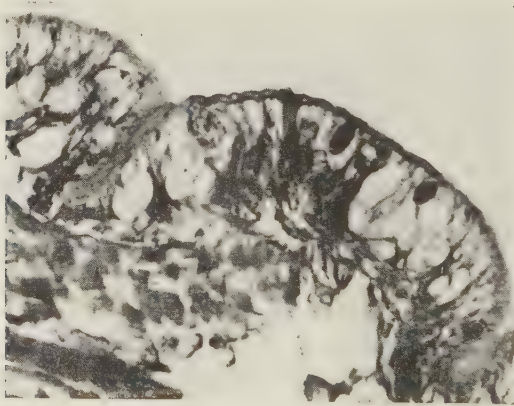


Fig. 19. — Microphotographie d'un épithélium de Syllis après épuisement du stock photogène.

Nous avons essayé, par quelques techniques histochimiques, de mettre en évidence la nature de ces boules sécrétoires. Nos tentatives se sont soldées par un échec complet dans ce domaine soit que les fixateurs aient créé des modifications particulières, soit que nos techniques n'aient pas été suffisamment poussées faute de matériel. Il est probable d'ailleurs

que, comme dans le cas des *Polynoës*, nous ayons ici un assemblage complexe difficilement décelable par les réactions histochimiques actuelles. La détection des graisses, des protides ou des glucides, ne nous a donc donné aucun résultat. Nous n'avons pas pu davantage déceler la présence d'un chondriome ou d'un appareil de Golgi dans ces divers éléments. Mentionnons seulement qu'on ne peut absolument pas considérer ces cellules comme des éléments mucipares. La technique du muci-carmin après fixation au liquide de Bouin ne colore que les éléments muqueux des glandes pédieuses ou quelques-unes des « vacuoles muqueuses » du bourrelet supraparapodial et jamais les cellules granuleuses ou les cellules à boules. Nous nous bornerons donc à noter, après les affinités tinctoriales des granules, que les boules sécrétoires prennent difficilement les colorants cytoplasmiques; elles paraissent avoir une légère tendance à la basophilie et se teignent très légèrement en vert pâle par le vert lumière ou en bleu pâle par les bleus basiques d'aniline ou les bleus métachromatiques.

L'innervation de ces éléments a également attiré notre attention. Si nous nous reportons à l'exposé des expérimentations effectuées sur le vivant, nous ne pouvons méconnaître l'importance de l'action du système nerveux de ces animaux sur le déclenchement de la photogénèse.

Sur un animal sain, toute excitation du tégument externe reçoit en réponse une manifestation du pouvoir lumineux.

Sur un animal sectionné, la partie antérieure répond aux excitations directes, ce qui est normal. La partie postérieure ne répond qu'aux excitations localisées à la section des métamères et plus particulièrement à la région ventrale de cette section. On ne peut pas préciser le point exact où doit porter l'excitation, mais on peut supposer en toute logique que seules, les excitations portant sur le point de section de la chaîne ventrale amènent une réponse photogène. Cette expérience reproduit approximativement celle que nous avons faites sur les élytres de *Polynoës*. Seules en effet, les excitations tactiles portant sur la section de l'élytrophore arrivent à toucher des fibres centrifuges qui vont aux photocytes déclancher la luminescence. Dans le cas des *Syllis*, les excitations portant sur la section de la chaîne ventrale atteignent également des fibres centrifuges qui vont susciter directement la réaction des photocytes, alors que ces mêmes excitations s'adressant aux terminaisons sensibles du tégument externe, transmises par des fibres centripètes ne peuvent, du fait de la section atteindre le système nerveux central et déclancher par voie du retour la réponse photogène. Bien que les tentatives d'imprégnation des neurofibrilles, par des techniques diverses, et, en particulier par celle de Bielschowsky — Gros au complexe d'argent ammoniacal, ne nous aient fourni que des colorations peu nettes dont on ne peut tirer aucune conclusion définitive, les expériences ci-dessus mettent suffisamment en évidence le rôle que joue le système nerveux dans la mise en jeu de la photosynthèse.

Le mécanisme interne de ce processus semble plus difficile à déterminer. Mais, il n'est pas exclus, sur la base des travaux antérieurs, de formuler des hypothèses.

Nous pensons, grâce à tous ces faits, que l'influx nerveux peut agir sur la cellule elle-même ou sur la couche musculaire sous-jacente pour amener une dilatation des éléments cellulaires et rendre possible une arrivée d'eau de mer dans les cellules photogènes par le fin pertuis de la cuticule. Ce pertuis joue davantage le rôle d'un pore inhalant que d'un pore excréteur. Cette eau hydrate les granules qui forment soit individuellement, soit par confluence, les grosses boules de nature chimique imprécise mais qui sont le support des substances photosynthétiques; c'est ainsi que se trouve réalisé le complexe luciférine-luciférase auquel l'eau de mer apporte l'oxygène pour parachever la réaction lumineuse.

Comment expliquer alors, que, dans certains cas de traumatismes répétés et violents, on assiste à une excrétion de substance lumineuse ? Deux phénomènes sont possibles dans ce cas : soit qu'il y ait contraction musculaire arrivant à éliminer les boules ou les granules dans l'eau de mer par le pore cellulaire, soit que les cellules perdant leur tonus, le pore excréteur devenant plus grand, il y ait ainsi élimination naturelle des granules, comme pour les cellules mucipares du *Chaetoptère* laissant échapper leur mucus dans les liquides fixateurs par inertie cellulaire.

L'issue de substance lumineuse que l'on peut observer au niveau des surfaces de section d'un animal autotomisé ou sectionné au scalpel s'explique par le fait que de nombreux photocytes déchirés en ce point laissent sourdre leur substance photogène qui s'hydrate directement et s'oxyde dans l'eau de mer environnante. D'ailleurs la quantité de substance lumineuse, dans ce cas comme dans le précédent, n'est jamais très abondante.

Il est certain que ces constatations faites sur des animaux très abîmés par les manipulations ne sauraient avoir une valeur absolue pour expliquer les phénomènes normaux.

V. — CONCLUSIONS

Ainsi donc, chez les *Syllidiens*, nous nous trouvons en présence d'un nouveau processus et surtout de nouveaux photocytes dont la morphologie et l'évolution paraissent différer des précédents.

Chez ces animaux, comme chez ceux que nous avons précédemment étudiés, les processus photogènes se localisent au niveau du tégument externe, probablement par adaptation d'une certaine catégorie de cellules de soutien, spécialement pour cette fonction.

Comme chez les *Polynoïnae*, le processus est intracellulaire mais le substratum des substances photogènes paraît être très différent.

Comme chez *Heterocirrus*, le pore externe de la cellule est davantage un pore inhalant qu'un pore excréteur, étant donné l'exiguité de ses dimensions par rapport à la grosseur des éléments intracellulaires. Cependant la différence est très nette puisque ces formations intracellulaires ne sont pas de nature muqueuse comme chez *Heterocirrus*. Il est curieux de constater que, pas plus chez les *Syllidae* que chez les *Polynoïnae*, on ne puisse observer dans les photocytes d'images morphologiques de la disparition des produits photogènes. Chez les *Syllidae*, quel que soit le degré d'épuisement de la potentialité photogène on n'assiste qu'à la disparition des cellules granuleuses, compensée par une augmentation du nombre des cellules à boules; mais jamais nous n'avons pu voir de stade ultime de résorption ou de désintégration de ces boules.

Il eut été intéressant de voir, chez ces animaux épuisés, la reconstitution du matériel luminescent peut-être précédé par une destruction des cellules à boules, ou tout au moins une élimination quelconque de ces formations. La survie en aquarium de ces animaux ainsi traités étant très brève ne nous a pas permis de suivre le processus dans tout son développement.

Toutefois on peut supposer que la différenciation de tels éléments peut se faire directement à partir des cellules de soutien de l'épithélium externe dans des territoires peut-être induits par une distribution nerveuse particulière et plus riche.

Quoi qu'il en soit, ici aussi nous assistons à une localisation nette des plages photogènes, ébauchant ainsi l'amorce d'un organe très spécialisé comme c'est le cas du *Chaetoptère* ou des *Polynoës*.

Tomopteridaë Grube

I. — MATÉRIEL ET RÉCOLTE

Bien que nos observations sur les *Tomopteris* se bornent à des examens histologiques de spécimens déjà fixés, nous ne pouvons passer sous silence la bioluminescence de ces animaux depuis longtemps connus comme lumineux. Si nos travaux sur ce sujet sont assez réduits, il n'est pour le comprendre que de se rapporter à la biologie de ces animaux. Ils sont en effet, essentiellement pélagiques et migrateurs et leur inconstance dans les stations d'études est bien connue. Seule la pêche au filet à plankton répétée journellement et toute l'année permet d'en capturer, parfois en assez grande quantité, parfois en nombre très restreint.

Nous avons essayé successivement d'en faire la récolte à Sète, puis à Monaco et enfin à Villefranche où le directeur, Monsieur Tregouboff, a bien voulu se charger de nous prévenir en cas de passage important dans la baie de la Station. La brièveté de ces passages est telle que, au mois d'août 1948, nous fûmes prévenu d'un passage par une lettre nous annonçant en même temps qu'il était, après 24 heures, impossible de retrouver un seul *Tomopteris*. Ces animaux pélagiques, non seulement ne supportent pas la vie en aquarium, mais encore ont une survie très brève dès qu'ils sont sortis de leur élément habituel. C'est dire l'impérieuse nécessité de les observer en chambre noire immédiatement après leur capture, à bord même du bateau de pêche. Ces conditions d'observation n'ont pu malheureusement pas être réalisées et nous avons dû nous contenter, ce qui fut tout de même pour nous un apport très appréciable, d'examiner les quelques exemplaires fixés qui nous ont été expédiés. Nous décrirons dans un chapitre à part les observations personnelles que nous avons pu effectuer sur ces individus.

II. — DONNÉES GÉNÉRALES SUR L'APPAREIL LUMINEUX DES TOMOPTERIS

Il est donc nécessaire de passer en revue les diverses observations dont nous avons pu prendre connaissance pour avoir quelque idée de ce sujet.

Dans son chapitre sur les *Tomopteridae*, d'après les études de MALAQUIN et CARIN, FAUVEL énumère et décrit succinctement les diverses glandes que l'on rencontre chez ces animaux. Ces glandes permettent

d'ailleurs d'établir la classification des *Tomopteridae* et comportent trois variétés : les glandes chromophiles, les glandes hyalines et les rosettes. Les colorants nucléaires sont les meilleurs pour mettre en évidence ces trois catégories et en particulier l'hématoxyline.

Les glandes chromophiles ainsi que leur nom l'indique se colorent spécifiquement par l'hématoxyline et sont situées sur les parapodes soit dans la rame ventrale même, soit dans les pinnules. Les rosettes et les glandes hyalines s'en différencient nettement car elles ne se teignent pas par l'hématoxyline.

Les glandes hyalines, de forme très variable et parfois difficiles à déceler, sont formées pour MALAQUIN et CARIN de « tubes méridiens, qui, à l'extrémité apicale s'incurvent vers une ouverture commune. Elles ne noircissent pas par l'acide osmique. » Elles sont, pour certains auteurs, homologues des rosettes. Ces caractères très importants sont à retenir et tout particulièrement leur action négative sur l'acide osmique.

Les rosettes se trouvent sur les parapodes ou sur les pinnules. Toujours d'après les deux auteurs cités « elles sont formées par des cellules glandulaires groupées de manière à présenter l'apparence d'une rosette au centre de laquelle des sphérules jaunes ou brunes simulent une tache oculaire. » Ces globules noircissent fortement par l'acide osmique et sont considérées comme les organes lumineux.

Ainsi donc, si nous nous en tenons à ces indications, il apparaît que les espèces dépourvus de rosettes sont également privées de luminescence. Nous verrons plus loin que les faits et les observations récentes infirment en partie ce point de vue.

Parmi les espèces considérées comme lumineuses par la plupart des auteurs, on peut signaler *Tomopteris helgolandica* Greeff, *Tomopteris Apsteini* Rosa, *Tomopteris elegans* Rosa, *Tomopteris planctonis* Apstein et *Tomopteris Kefersteini* Greeff, Rosa. A ces espèces il convient d'ajouter *Tomopteris anadyomene* nov. sp. décrite et étudiée plus particulièrement en détails par MEYER. C'est d'ailleurs son travail, relativement récent, que nous examinerons de près pour fixer les idées.

MEYER a décrit une nouvelles espèce de *Tomopteridae* dont on n'a trouvé au moment de ses travaux qu'un exemplaire mâle dans le détroit de Messine. D'après l'auteur, cet exemplaire permet d'établir une filiation dans l'histogenèse de ce qu'il appelle les « rosettes de deuxième ordre » qui sont les organes lumineux à réserves d'huile et les organes néphridiaux ciliés normaux. Il nous paraît inutile de relater ici les discussions d'ordre systématique qu'il engage à ce sujet.

Cependant, un certain nombre de caractères lui permet d'affirmer que les rosettes sont effectivement le résultat d'une transformation des organes segmentaires néphridiaux composés normalement par le coelomostome, les solénocytes et les tubes néphridiaux.

Chez le *Tomopteris planctonis* Apstein qu'il prend comme premier terme de comparaison, on rencontre des rosettes dans les premiers et deuxième segments postoraux. Chez le *Tomopteris anadyomene nov. sp.* les premier et deuxième segments postoraux possèdent au contraire, à la place occupée par les rosettes dans la première espèce, inexistantes chez *Tomopteris anadyomene nov. sp.*, des solénocytes rudimentaires ainsi qu'un canal néphridial également peu développé (non cilié dans le premier segment, cilié dans le deuxième).

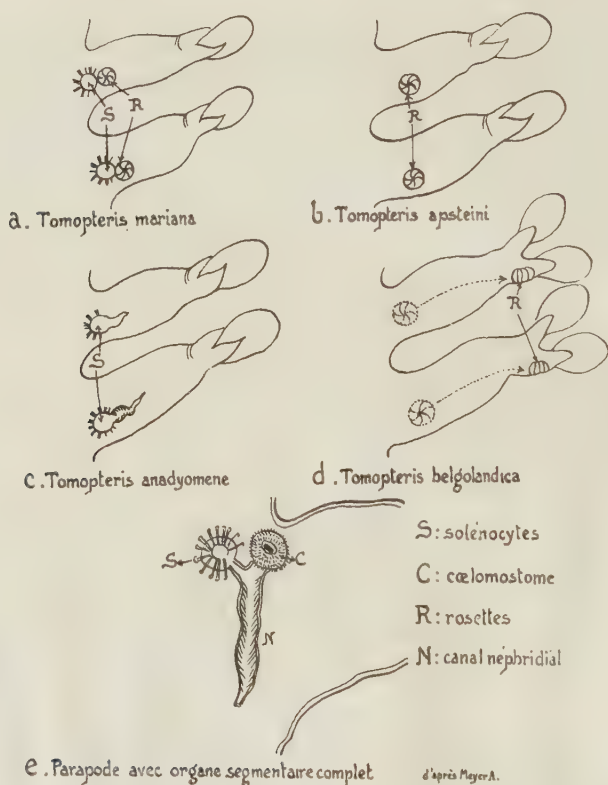


Fig. 20. — Position des diverses formations segmentaires dans quelques espèces de *Tomopteridae*, d'après A. Meyer.

La comparaison des diverses positions respectives des organes rudimentaires et des rosettes, leur forme et leur structure mises en parallèle avec un organe néphridial segmentaire régulièrement constitué, amènent l'auteur à observer des transitions intéressantes et à homologuer ainsi

certaines parties. Il existe en effet, et GREEFF les a décrites chez *Tomopteris mariana* des formations dans lesquelles on rencontre, à côté des rosettes, organes lumineux, un bouquet de solénocytes que MEYER avait nommé « faisceaux de bâtonnets ». MEYER reconnaît par la suite qu'il s'agit bien de solénocytes et que de telles formations donnent tout à fait le point précis de passage du coelomostome ou entonnoir cilié à la rosette de deuxième ordre ou organe lumineux.

Nous reproduisons ici les diverses figures qu'il a données et qui expliquent clairement la filiation histogénétique des organes lumineux.

Considérant la planche qui montre les deux premiers parapodes de quatre espèces, dont nous avons seulement légèrement modifié les légendes pour les adapter à la terminologie française, voici ce que nous pouvons indiquer :

- a) représente *Tomopteris mariana* (?)
- b) représente *Tomopteris Apsteini* Rosa
- c) représente *Tomopteris anadyomene* nov. sp.
- d) représente *Tomopteris Catharina* (Helgolandica) Greeff.

S de a est l'équivalent de S de c (solénocytes rudimentaires), d'où S de a est également un bouquet de solénocytes rudimentaires.

R (rosettes), de a est l'équivalent de R de b et de R de d. Nous pouvons également dire que l'ensemble RS est l'équivalent de l'ensemble SC de la figure c qui représente un organe complet avec S solénocytes, C coelomostome, N canal néphridial. L'ensemble SR de a étant l'équivalent de SC de c, le canal néphridial étant inexistant dans SR de a, nous pouvons conclure avec MEYER que R est l'équivalent de C. Donc l'organe en rosette, organe lumineux des espèces où il est représenté, dérive par transformation du coelomostome d'un organe néphridial modifié (fig. 20).

La ressemblance est plus étroite encore si l'on considère la structure histologique de ces organes examinés respectivement sur des animaux montés en totalité. Les figures que donne MEYER et que malheureusement nous ne pouvons que reproduire sont très démonstratives. Vu de face ou de profil, le coelomostome ressemble beaucoup à ce que représente la rosette dans les mêmes dispositions à quelques détails près. Les organes en rosette sont, comme le coelomostome de l'espèce étudiée, formés de huit éléments environ, centrés sur un canal, cilié seulement dans le coelomostome, rempli de granules ou mieux de gouttelettes lipidiques dans la rosette (fig. 21).

Voici ce que dit exactement MEYER à ce sujet :

« Au cours d'une comparaison plus étroite entre le coelomostome et les rosettes de deuxième ordre, on peut tirer des renseignements sur les détails physiologiques de cette transformation. Les deux formations sont constituées par une couronne serrée, en général composée par huit cellules qui encadrent un espace en forme d'entonnoir ou de canal.

On peut en conclure que les rosettes de deuxième ordre ont passé par le stade du coelomostome, comme on peut le voir encore maintenant. Tandis que le coelomostome est cilié, la rosette de deuxième ordre est formée de cellules allongées et hyalines qui ont, à leur extrémité supérieure, des tubes sécrétoires remplis de graisse et d'huile, ce qui représente un organe lumineux à réserves graisseuses. L'un des organes a une activité continue alors que l'autre est un organe à fonction discontinue et qui, par ce fait, — comme toutes les glandes — n'expulse

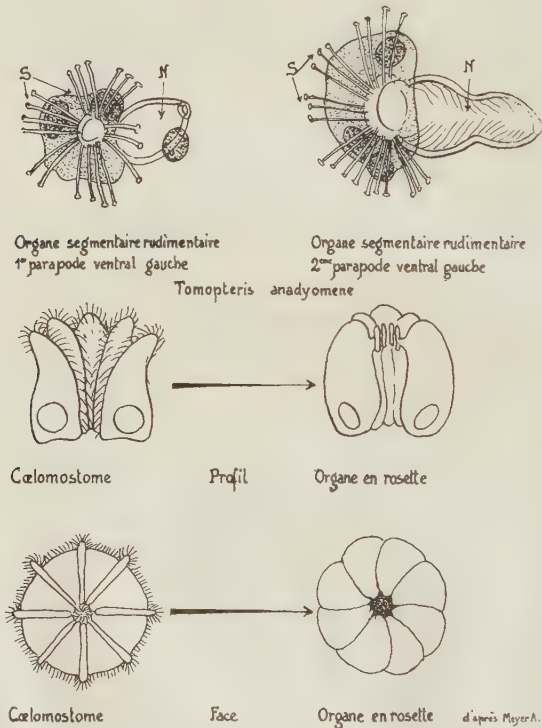


Fig. 21. — Relations des divers organes segmentaires, d'après A. Meyer

son contenu qu'à la suite d'une irritation par transmission nerveuse. Mais, même, la particularité et la spécificité au point de vue du contenu (graisses et huile) peuvent être admises comme ayant préexisté, d'après la prédisposition des coelomostomes, si l'on tient compte du fait que les aliments passent directement de l'intestin dans le liquide coelomique (sans l'intermédiaire du sang à proprement parler) et qu'ils baignent les coelomostomes lors de la diffusion par la circulation coelomique,

chose que j'ai pu mettre en évidence pour toutes les variétés étudiées. (Accessoirement nous rappelons aussi que chez quelques Plathelminthes vivant dans des conditions anaérobies WEINLAND a trouvé des acides gras dans la néphridie). Avec la dénomination de rosettes comme étant des « pseudo-excrétophores » telle que je l'avais donnée en 1926 j'avais visé juste. Mais si on s'en tient au principe de dénommer une structure d'après ses qualités très importantes (à ce qu'il semble) pour le maintien de l'individu et de l'espèce, même si cette qualité est secondaire et accidentelle, alors il faut préférer le terme d'organe lumineux.

La preuve convaincante et sans conditions préliminaires, montrant que chez les *Tomopteris* les rosettes des deux catégories luisent et non les glandes pédieuses, a été fournie par moi et ne peut se faire que sur ces espèces, sur lesquelles le nombre de point lumineux (qu'il faut compter sur l'animal nageant) est petit et ne peut se rapporter qu'aux rosettes; par exemple *Tomopteris elegans* Rosa qui a quatre points lumineux au plus qui peuvent être comptés avec sûreté sur l'animal en nage pendant la courte durée de leur éclat. On ne peut attribuer cette luminosité qu'aux quatre rosettes de premier ordre et non aux vingt glandes pédieuses. »

Après une argumentation basée sur des observations aussi précises nous ne pouvons que regretter le manque d'unification de la terminologie employée par cet auteur et de la terminologie des Faunes et auteurs français. En effet, FAUVEL cite des glandes chromophiles qui ne sont pas en cause dans les phénomènes de luminescence et qui sont peut-être ce que MEYER appelle les glandes pédieuses, puis des glandes hyalines dépourvues de sécrétions osmiophiles, puis les rosettes qui montrent toujours des gouttelettes de « graisse » ou « d'huile » fortement osmiophiles. D'après MALAQUIN et CARIN, les glandes hyalines seraient homologues des rosettes. Il faut donc considérer que MEYER les appelle rosette de premier ordre par opposition aux rosettes de deuxième ordre et qu'elles participent également aux processus de photogénèse du moins chez *Tomopteris elegans* Rosa cité par cet auteur.

Nous examinerons donc ce que nos observations personnelles peuvent apporter à ce problème.

III. — OBSERVATIONS PERSONNELLES

Nous ne pouvons faire moins, au début de cet exposé, que de transcrire les indications qui nous ont été fournies par Monsieur Tregouboff lors de nos demandes de matériel.

Voici ce qu'il dit à ce sujet : « Le plus commun est *Tomopteris* (Johnstonella) *Kefersteini* Rosa (fig. 22). Les adultes peuvent atteindre jusqu'à cinq centimètres de longueur. Ils sont pêchés surtout en mars et en avril dans le plancton de surface. Les formes jeunes, de quelques

millimètres seulement, sont prises surtout en été, en mai et juin, mais dans le plancton de profondeur vers deux cents mètres. Généralement les *Tomopteris* ne sont pas abondants et leur rencontre est assez fortuite de sorte que si l'on en prend aujourd'hui on n'est nullement sûr d'en repêcher le lendemain. En outre, comme presque tous les animaux pélagiques, ils se conservent très mal en bon état dans les aquariums ».

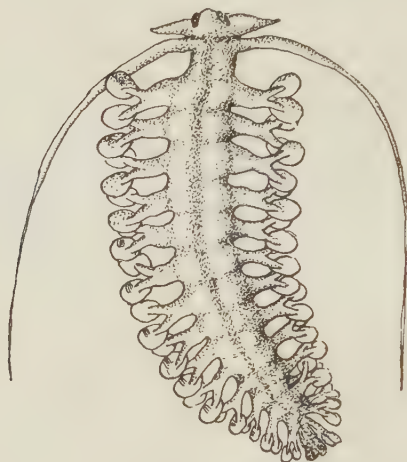


Fig 22. — *Tomopteris Kefersteini* Rosa, Exempleire fixé (formol).

Un peu plus tard en juillet 1948, après des recherches vaines, il nous écrit : « Comme je vous l'avais dit en août nous effectuerons de nouvelles pêches en profondeur et je mettrai de côté pour vous d'autres exemplaires si nous les rencontrons toutefois, bien entendu. Je tâcherai également de faire les observations sur le vivant, comme vous me le demandez, mais ce ne sera pas facile étant donné la petitesse des individus que nous capturons en ce moment ».

Nous nous bornerons à indiquer, après ces deux extraits d'une correspondance assez fournie, que nous reçûmes seulement au hasard des captures, quelques exemplaires fixés au liquide de Bouin, au liquide de Flemming et au formol à 5% sans indications d'observations sur le vivant, impossibles à faire sur des animaux mesurant entre quatre et huit millimètres pour le plus grand spécimen.

Le manque d'expérimentation ne nous permet donc que de donner ici une description morphologique des éléments considérés. Au système des coupes histologiques sérieées donnant de mauvais résultats, nous avons préféré soit la technique du montage en totalité des animaux colorés par diverses techniques, soit le montage des parapodes seuls

détachés du corps sous la loupe binoculaire après coloration pour les animaux fixés au Bouin ou tels quels pour ceux fixés au Flemming. Cette façon d'opérer donne d'excellents résultats. Nous avons pu ainsi monter les parapodes droits d'un exemplaire de sept millimètres de longueur, à partir du premier jusqu'au treizième, les deux ou trois derniers ayant été abîmés probablement au moment de la récolte.



Fig. 23 — *Tomopteris Kefers-teini* Rosa; Pinnule avec glande lumineuse (Flemming).

1 : cell. osmiophile ; 2 : cell. à granules ; 3 : rame parapodiale ; 4 : pore excréteur.

Fig. 24 — Microphotographie de la même préparation.



Sur un exemplaire examiné en totalité, fixé au formol et non monté entre lame et lamelle, on constate tout d'abord la présence d'une masse globuleuse arrondie occupant la partie supérieure de la pinnule de la rame dorsale à partir seulement du quatrième parapode jusqu'aux derniers existant. Ces amas glandulaires correspondent, d'après les indications bibliographiques et les données de l'observation directe qui nous ont été communiquées plus tard, aux organes lumineux de cette espèce. Les parapodes sectionnés et montés en totalité nous offrent à observer une première formation occupant la rame ventrale elle-même; c'est

la glande chromophile volumineuse et facile à mettre en évidence. La deuxième formation correspond à la masse jaune que l'on distingue sur la pinnule de la rame dorsale. Elle est constituée apparemment par une vingtaine d'éléments piriformes allongés dont les bases se situent au voisinage de la rame parapodiale et dont les parties apicales effilées s'allongent et convergent en direction d'une petite dépression marquée sur le contour externe de la pinnule et qui paraît être un pore ou un court canal excréteur commun. Ces cellules traversent donc en totalité la largeur de la pinnule à ce niveau. Une coloration banale à l'hématoxyline éosine-orange montre que beaucoup de ces cellules contiennent de grosses granulations arrondies éosinophiles pressées les unes contre les autres et déformées le plus souvent par pression réciproque. Leur noyau nucléolé est parfaitement arrondi et rejeté dans le cytoplasme basal qui paraît démuné de toute formation granuleuse (fig. 23 et 24). La partie apicale de l'ensemble montre en outre un faisceau de canalicules convergents vers le pore excréteur, à trajet flexueux, mais que la coloration employée ne permet pas de situer par rapport aux éléments décrits.

Après fixation par le liquide de Flemming, on voit apparaître dans ces formations glandulaires un deuxième type de cellules qui sont bourrées de fines granulations lipidiques ayant fortement réduit l'acide osmique et dont l'abondance dessine la silhouette piriforme de ces cellules. Leur extrémité externe effilée aboutit également au point de convergence des autres éléments. Il semble que le faisceau de ces extrémités revête la même topographie que les canalicules basophiles mis en évidence par la coloration précédemment citée.

Ainsi donc, nous trouvons associés dans le même organe des éléments qui ne prennent pas l'acide osmique et que l'on pourrait rattacher aux glandes hyalines et des éléments osmiophiles qui incontestablement doivent être rapprochés des cellules formant les rosettes vraies. Ce fait paraît d'autant plus certain que chez un autre exemplaire, provenant des mêmes pêches et appartenant à la même espèce également fixé au liquide de Flemming, on trouve le même organe montrant seulement les cellules granuleuses non colorées par l'acide osmique avec une portion correspondant au canal excréteur commun assez fortement teintée en noir par l'acide osmique. Cette image fait penser à un reliquat de substance lipidique dont une partie aurait subsisté seulement au niveau du canal après excrétion par les éléments formateurs (fig. 25 et 26). Le manque de matériel ne nous permet pas d'affirmer quoi que ce soit à ce sujet mais on peut logiquement supposer que nous avons affaire à un organe en fin d'élimination après épuisement de la substance photogène.

Que représentent les cellules granuleuses que l'on rencontre dans ces organites ? FAUVEL à ce sujet écrit pour le *Tomopteris Kefersteini* Rosa : « En position apicale, sur les rames dorsales et ventrales de tous les parapodes, un corps arrondi jaune clair (rosette ou glande hyaline ?) ».

Ceci implique déjà que la discrimination de ces deux formations n'est pas très aisée. D'autre part, la figure qu'il donne d'un parapode de *Tomopteris Kefersteini* Rosa ne montre cet organe que sur la rame dorsale comme nous l'avons observé nous-même.

La question se pose donc toujours : rosette ou glande hyaline ? Bien que nos exemplaires très jeunes puissent encore ne pas présenter les organes de l'adulte nous pouvons tenter de donner une explication.



Fig. 25. — *Tomopteris Kefersteini* Rosa; pinnule avec glande lumineuse (Flemming). 1 : résidu osmiophile; 2 : cell. à granules; 3 : noyau nucléolé; 4 : rame parapodiale.

Fig. 26. — Microphotographie de la même préparation.



Il semble que l'appellation de rosette de premier ordre, telle qu'elle a été donnée par MEYER qui leur attribue de façon indéniable un pouvoir photogène, soit applicable aux glandes hyalines des auteurs. Il n'est donc pas impossible que ces glandes contiennent à la fois des éléments granuleux semblables à ceux des glandes hyalines ne réduisant pas l'acide osmique, et des cellules osmiophiles caractérisant les rosettes vraies puisque ce sont elles qui paraissent sécréter les substances lumineuses.

IV. — CONCLUSION

Par défaut d'observations précises « in vivo » nous nous bornerons à signaler par analogie et d'après les travaux des auteurs précédents que les éléments osmiophiles élaborent ou accumulent les lipides qui seraient le support des substances photogènes. Leur émission à l'extérieur ou leur simple modification à l'intérieur de la cellule aboutissant à l'oxydation du complexe « luciférine-luciférase » et à l'émission de radiations lumineuses paraît se faire par l'intermédiaire du système nerveux sous l'influence d'un agent irritant externe.

Nous sommes donc en présence d'un processus de photosynthèse très différent de ceux que nous avons vus précédemment et que nous regrettons de ne pas avoir pu étudier de façon plus approfondie.

ANNELIDES SÉDENTAIRES

Cirratulidae *Carus*

I. — MATÉRIEL

Il existe peu de *Cirratulidae* lumineux, mais il serait intéressant de pouvoir approfondir l'étude de ce groupe à ce point de vue, car il semble que, comme bien d'autres, il présente plus d'espèces lumineuses que celles signalées jusqu'à ce jour.

C'est en cherchant plutôt au hasard que systématiquement que nous avons découvert sur les Algues, les Coquilles, les cailloux immergés, toute une quantité de points lumineux qui se sont révélés par la suite comme étant émis par une espèce de *Cirratulidae* que nous avons eu



Fig. 27. — *Heterocirrus bioculatus* Kefenstein.



Fig 28. — Exemple jeune de *Heterocirrus bioculatus*.

d'abord quelque peine à déterminer. A ce moment avec l'aide de Madame Villeneuve Assistante à la station zoologique de Sète, nous avons pu, sur un grand nombre d'exemplaires, fixer nos idées.

Nous avons conclu qu'il s'agissait en l'occurrence de *Heterocirrus bioculatus* Keferstein (fig. 27). Que ce soit sur des exemplaires fixés sur un support ou sur les exemplaires libres également assez fréquents, nos déterminations ont été toujours minutieusement établies et se sont révélées toujours concordantes.

Cet animal est plus facile à recueillir dans sa forme jeune que dans sa forme adulte où il est alors pélagique et où seule la pêche nocturne au filet à plankton permet parfois d'en ramener quelques rares exemplaires. C'est donc sur les formes jeunes fixées que nous avons effectué tous nos travaux (fig. 28).

Les plus gros exemplaires que nous ayons pu observer avaient une taille d'environ un centimètre et demi. De coloration jaune verdâtre transparente, avec des granulations plus foncées éparses sur le tégument, l'animal est inclus dans une gaine muqueuse, transparente adhérente au support. Dégagé de ce tube muqueux, il montre nettement un prostomium conique avec deux taches oculaires noires très nettes, un corps subcylindrique formé d'une centaine de segments. Les branchies, filiformes, plus ou moins teintées selon les exemplaires, occupant seulement la moitié antérieure du corps s'en détachent assez facilement et spontanément lorsqu'on manipule l'animal. Ces branchies se distinguent facilement des palpes que l'on trouve au niveau du prostomium et qui sont généralement plus longs et plus volumineux. Il est nécessaire de prêter une attention toute particulière au fait que ces palpes, eux aussi, se détachent lors de la manipulation des individus et que leur absence accidentelle peut prêter à confusion (fig. 29).

Bien que l'existence des cirres, « sensu stricto » fasse défaut chez les *Cirratulidae*, nous avons pris la liberté, à la suite d'ailleurs d'autres auteurs d'utiliser ce mot pour désigner les branchies par opposition aux palpes et aux filaments tentaculaires qui en tiennent lieu dans certaines espèces.

A côté du genre *Heterocirrus* et plus spécialement de l'espèce *Heterocirrus bioculatus* Keferstein, nous avons eu l'occasion de récolter dans des conditions analogues deux exemplaires, de taille assez importante puisque mesurant deux centimètres et demi, de *Dodecaceria concharum* Oerstedt déjà décrite par MOLISCH comme espèce lumineuse sans autres précisions de forme, sous le nom de *Heterocirrus saxicola* Grube (fig. 30). Cette récolte fut faite au filet à plancton sur les bords du canal de l'étang de Thau à la mer pendant le mois de juillet. La détermination soignée de ces individus libres nous a permis de préciser qu'il s'agissait de la forme B, épitoke nageuse de *Dodecaceria concharum* Oerstedt. A ce stade ces animaux montrent une atrophie nette des palpes que l'on voit sous forme de moignons courts au niveau du prostomium. Il semble

également que les branchies soient de moindre longueur que dans les autres formes; par contre, les soies de toute la région moyenne du corps sont nettement augmentées de longueur et elles s'agitent constamment, ensemble de faits qui sont normaux chez un animal ayant acquis une vie pélagique. Nous n'avons pas pu rechercher le sexe de nos exemplaires beaucoup trop rares et que des examens effectués dans ce sens eussent pu irrémédiablement détériorer pour l'étude du tissu photogène.

II. — RÉCOLTE

La récolte de *Heterocirrus* est assez simple étant donné la multitude de sujets que l'on trouve accrochés par leur tube muqueux transitoire sur les matériaux les plus divers immergés le long des berges. A Sète on les rencontre sur les cailloux, les vieilles coquilles et même



Fig. 29. — Partie ant. d'un individu adulte sectionné par autotomie.

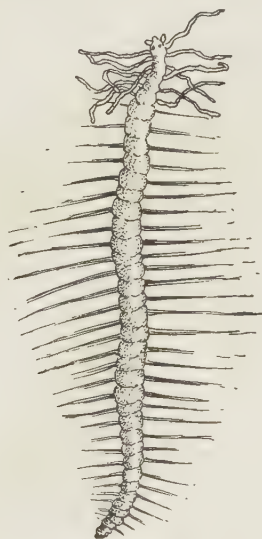


Fig. 30. — *Dodecaceria concharum* Oersted, Forme B, Épitoque, Nageuse.

des morceaux de ferraille et sur les Ulves tout près du rivage du canal de l'étang de Thau à la mer. Il n'est pas besoin d'un outillage spécial et on peut ramasser n'importe quel objet dans l'eau et y trouver des spécimens de cette espèce.

Le repérage des individus s'avère d'autant plus long et difficile qu'ils sont plus petits. Al'aide de la loupe binoculaire en lumière artificiel-

le, on peut observer l'animal fixé au support par cet enduit muqueux qui forme un tube transitoire dont il sort très facilement pour peu qu'on le tracasse. Il est simple alors de le recueillir avec une aiguille moussée et de l'observer dépouillé de son mucus. Notons que les individus les plus jeunes sont ceux que l'on trouve de préférence fixés par leur tube sur les Algues. Les individus plus âgés habitent surtout les vieilles coquilles, les pierres et parfois même la surface des coquilles des moules vivantes. Ils sont alors dépourvus de tube et cheminent lentement sur le support. Remarquons toutefois que ces animaux très fragiles sont souvent traumatisés et que sur le grand nombre de spécimens recueillis il en est beaucoup qui ne sont pas utilisables pour une étude correcte. Nous signalerons, en fin, et nous reviendrons sur ce fait par la suite la fréquence beaucoup plus grande de ces animaux pendant les mois de juillet et août que pendant le reste de l'année.

Essayer de récolter systématiquement *Dodecaceria* est, à notre avis, pour le genre d'études que nous avons fait, pratiquement impossible. Seul le hasard de pêches au plancton peut parfois en fournir quelques exemplaires. D'ailleurs les Faunes ne manquent pas de signaler que la forme B épitoque nageuse est rare et plus rare encore la forme C épitoque sédentaire. Nous n'avons jamais recueilli de forme A et si quelques-unes ont été présentes dans nos récoltes elles ont pu passer inaperçues dans la multitude des *Heterocirrus* dont nous n'avons fixé et examiné histologiquement que les exemplaires nécessaires dûment déterminés.

Il est cependant utile de noter que les *Heterocirrus* se maintiennent en assez bonnes conditions dans des aquariums à eau de mer courante et que leur pouvoir lumineux ne paraît pas subir de modifications appréciables.

III. — EXPÉRIMENTATION ET OBSERVATIONS

Étant donné l'exiguité de la taille des *Heterocirrus* et de *Dodecaceria* il est pratiquement impossible de faire des manipulations poussées, telles que nous les avons pratiquées sur les *Polynoës* ou le *Chaetoptère*. On ne peut en particulier, se rendre compte de l'action du courant électrique sur de si petits animaux, dont la fragilité d'ailleurs rend toute expérimentation directe difficile. En effet, comme les précédents, les *Heterocirrus* perdent leurs palpes et leurs branchies avec beaucoup de facilité et se fragmentent également de façon désordonnée. Il est même difficile de conserver des exemplaires entiers, montés au lactophénol entre lame et lamelle, que ce soit sans coloration ou après action des colorants vitaux tels que le rouge neutre par exemple. Le plus souvent on obtient rapidement de tous petits fragments d'individus plus ou moins recouverts de cirres détachés ce qui peut parfois prêter à confusion et faire penser à la présence de branchies même dans la portion postérieure du corps.

A l'inverse des *Polynoïnae* et des *Syllidiens*, et rejoignant par ce caractère la luminescence des *Chaetopteridas*, les *Heterocirrus* comme les *Dodecaceria* possèdent une émission lumineuse continue d'une durée relativement importante. Toutefois, elle dépasse en longueur la durée de la luminescence du *Chaetoptère*, puisqu'elle peut atteindre jusqu'à dix minutes. Cette longueur du temps de luminescence permet ainsi un repérage plus facile des individus. Mais, par contre, il semble que des excitations répétées ne donnent plus le même résultat. La lumière émise, après une première illumination est de très faible intensité et de courte durée. L'illumination de ces animaux se produit également spontanément sans autre excitation que le passage de l'eau de mer à l'air lors de la récolte du support sur lequel ils sont fixés. Toute tentative ultérieure par excitation tactile s'avère peu efficace ou même absolument inutile.

Nous adressant aux facteurs chimiques, nous avons pu constater qu'à l'inverse de ce qui se passe pour la plupart des Annélides lumineuses, les fixateurs habituels par exemple ne provoquent ni n'exaltent le pouvoir photogène. Les animaux immergés vivants dans un fixateur, quel qu'il soit, restent obscurs et, s'ils sont déjà lumineux, paraissent s'éteindre beaucoup plus rapidement qu'à l'ordinaire.

L'élévation de la température du milieu ne paraît pas davantage les influencer. Mais, par contre le passage dans l'eau douce déclanche immédiatement le processus photogène et les individus ainsi changés de milieu deviennent immédiatement très brillants et leur luminosité persiste un temps sensiblement plus long que dans les conditions normales.

Tout individu s'illuminant se montre à l'oeil nu comme une petite parcelle lumineuse légèrement mobile, de coloration jaune verdâtre, sans grande intensité, douce et continue qui s'éteint progressivement au bout d'un certain temps. Le temps maximum que nous avons pu chronométrer n'excède pas dix minutes au bout desquelles il est impossible de déceler toute trace de luminescence.

S'il est facile de se rendre compte que chez le *Chaetoptère* l'émission de substance lumineuse s'évacue à l'extérieur et que chez les *Polynoës*, au contraire, le processus est entièrement intracellulaire, chez *Heterocirrus* les conclusions sont plus difficiles à établir.

En effet, en manipulant l'animal, on peut observer des points lumineux restant accolés aux doigts ou aux instruments ; un examen plus détaillé permet de reconnaître que ces points lumineux ont toujours un substratum organique tel que fragments de téguments de cirres ou de palpes qui se sont détachés du corps extrêmement fragile.

L'abondance des cirres et leur mouvement incessant gênent également la localisation précise des points d'émission de la lumière. A certains moments, on a l'impression que les cirres seuls sont lumineux, le reste du corps peu visible étant précisément caché par le lacs de ces formations. L'observation d'animaux en place dans leur tube muqueux donne l'aspect

d'une illumination totale, à la fois par le tégument du corps, les cirres et même parfois les palpes. Il n'y a pas à proprement parler d'émission de substance lumineuse, mais l'animal paraît s'agiter dans un milieu lumineux dont il est impossible de déterminer la provenance exacte. Dans ce cas, les cirres sont étroitement appliqués contre le corps et enserrés dans la gangue muqueuse; la lumière émise éclairant l'ensemble, il est impossible de déterminer les points d'origine de la luminescence.

L'observation d'emplaires adultes dans le courant du mois de juillet 1943, des moyens d'investigation et d'expérimentation mieux adaptés à cette espèce, nous ont permis de confirmer ce que nous avons déjà décrit sommairement. Les techniques d'excitations tactiles et chimiques, ou de dissociation s'étant montrées inopérantes pour provoquer la luminescence, nous nous sommes simplement adressé au seul changement de milieu que nous avons cité plus haut, c'est-à-dire à l'immersion dans l'eau douce. C'est grâce à cette recrudescence du pouvoir lumineux et à sa longue durée que nous sommes arrivé à confirmer l'existence de territoires pairs latéraux, métamériquement disposés qui sont la source réelle de la production de lumière. A l'examen à la loupe binoculaire, ces plages lumineuses sont formées par un grand nombre de points luminescents placés irrégulièrement à côté les uns des autres et séparés entre eux par de fins intervalles sombres. Postérieurement à cette première émission lumineuse, le tégument abdominal tout entier émet une pâle lueur diffuse qui paraît s'éteindre lentement sur place. Les cirres examinés sur un tel exemplaire présentent, eux aussi, postérieurement à l'émission primaire, une lueur diffuse jaune verdâtre, de faible intensité, irrégulièrement distribuée. Tous les cirres ne sont pas également lumineux et nous avons pu constater avec plus de précision que ceux de la partie antérieure restent généralement obscurs. Signalons toutefois que certains territoires, très petits et irrégulièrement distribués sur le tégument des cirres, paraissent émettre, eux-mêmes, une légère luminescence. Ce fait se constate surtout sur les individus prélevés au cours des mois de juillet et d'août. Dans ce cas, ces cirres détachés du corps s'éteignent rapidement sur toute leur surface à l'exception des rares points d'émission qui restent luminescents pendant un temps légèrement supérieur.

Ainsi, grâce à ces constatations, et contrairement à ce que nous avons pu observer lors de nos tout premiers examens, nous avons conclu à l'émission d'une sécrétion qui, s'illuminant déjà au sein même des cellules qui lui ont donné naissance, se répandrait ensuite très lentement à la périphérie du tégument et illuminerait secondairement des cirres qui, par leur mouvement, entrent souvent en contact avec le corps de l'animal et acquièrent ainsi une luminescence diffuse. Ces conclusions sont encore étayées par les faits suivants : les palpes et les cirres antérieurs sont rarement lumineux, sauf, parfois, à leur extrémité distale, leur longueur ne leur permettant pas d'atteindre la source photogène et d'entrer ainsi en contact avec la sécrétion lumineuse; la luminescence diffuse des cirres

détachés du corps, à part les rares points qui paraissent émettre eux-mêmes leur lumière, s'éteint beaucoup plus rapidement que celle d'un fragment abdominal recueilli au même moment.

Il existe en outre, une variation saisonnière de la luminescence de ces animaux, qui met encore plus en évidence la valeur du rôle tégumentaire dans les phénomènes de photogenèse. La luminescence des animaux récoltés au mois de juillet et août a un aspect très différent de celle qu'ils émettent pendant les autres mois de l'année. Il semble que pendant ces périodes les plaques luminescentes des métamères abdominaux ont envahi tout le tégument et, de ce fait, toute la partie postérieure des sujets observés est uniformément lumineuse. Cette luminescence présente, par ailleurs, à l'examen à la loupe binoculaire, l'aspect précédemment décrit, d'une multitude de points lumineux placés à côté les uns des autres et séparés par de petits espaces sombres. Les cirres montrent, à ce moment, la même luminescence diffuse sans augmentation d'intensité, ni localisation précise. On ne peut évidemment pas émettre la prétention de fixer des limites nettes à ces variations saisonnières qui peuvent se présenter à une période différente dans des stations possédant des conditions climatiques une situation géographique et des lieux de récolte différents.

La simple observation de ces faits ne permet pas davantage d'en déceler le mécanisme ni le déterminisme. Toutefois, il est logique de supposer qu'ils sont liés soit à des phénomènes de croissance, soit de maturation génitale, soit de métabolisme général en fonction des changements de condition physico-chimique du milieu ambiant.

IV. — OBSERVATIONS HISTOLOGIQUES

Comme pour les études précédentes, nous avons essayé pour ces animaux, divers fixateurs et pratiqué des fixations à diverses époques de l'année. Ceci nous a permis d'apprécier de façon nette les variations morphologiques des territoires lumineux des métamères. Nous avons également procédé à la fixation de divers individus au début de l'apparition des processus lumineux et après extinction de toute luminescence. Enfin, pour plus de sûreté, nous avons fait une étude comparative de l'histologie des téguments d'animaux prélevés directement et plongés aussitôt dans le fixateur et d'animaux ayant subi pendant un temps plus ou moins long l'action de l'eau douce, seul agent provoquant une luminescence plus longue et plus importante.

Nos observations se sont complétées par l'étude simultanée des téguments de revêtement de la partie antérieure et de la partie postérieure du corps, en plaçant lors de l'inclusion des individus en position « tête-bêche ».

Les colorations histologiques banales donnent peu de précisions sur la topographie, les rapports des cellules entre elles et leurs diverses différenciations ou enclaves. Nous avons adopté pour presque toutes nos observations soit le trichrome de Prenant soit celui de Mallory, soit celui de Masson.

Ces diverses techniques nous permettent d'établir ainsi la structure histologique du tégument abdominal.

Il est formé par un épithélium de revêtement unistratifié, d'épaisseur variable sur toute l'étendue du corps. Il est tantôt cubique, tantôt prismatique, mais ces variations sont seulement liées à un état d'extension plus ou moins important des divers métamères et, par conséquent, relèvent seulement d'une action purement mécanique.

Sur un exemplaire recueilli aux mois d'octobre, de novembre ou de décembre, les éléments histologiques qui forment cet épithélium sont de deux sortes. Ce sont tout d'abord des cellules épithéliales de soutien, prismatiques, dont la hauteur varie selon les points considérés entre 10 et 25 μ . Leur cytoplasme contient parfois, en quantité variable, mais toujours assez faible, de fines granulations mélaniques que font disparaître très facilement les techniques de dépigmentation à l'acide chlorique. Ces granulations ne remplissent jamais complètement les cellules comme c'est parfois le cas chez d'autres Annélides. Ceci explique la faible pigmentation de ces animaux. Les noyaux sphériques ou ovaires, situés à peu près au même niveau dans toutes les cellules, occupent généralement le point d'union du tiers inférieur et des deux tiers supérieurs du cytoplasme. Ils sont peu colorables et n'offrent aucun caractère particulier. Le pôle apical des cellules est différencié en une cuticule recouvrante de nature chitineuse, souple, colorable par le vert lumière ou le bleu d'aniline. Cette plaque, peu épaisse, forme un revêtement continu à la surface du tégument. Le pôle basal s'appuie sur un feuilletage de fines lamelles collagènes qui accompagne les sinuosités de l'épithélium et ne revêt en aucun point le caractère d'une basale nettement individualisée. Ces cellules forment la totalité de l'épithélium sur la ligne médiodorsale et les territoires les plus voisins. Dès qu'on se déplace sur les portions latérales on rencontre la deuxième catégorie d'éléments. Ce sont des cellules muqueuses cupuliformes ou arrondies, situées entre les cellules de soutien qui sont plus rares sur ces territoires.

Le contenu cellulaire est constitué soit par des granules de mucigène que l'on met facilement en évidence par le vert lumière, soit par une nappe de mucus que l'on décèle nettement par la technique du mucicarmin. Le noyau de ces éléments est fortement chromatique et occupe généralement la base de la cellule. Il peut être rejeté sur une des faces où il revêt alors une forme aplatie et il montre alors souvent des encoches circulaires probablement dues aux pressions exercées sur lui par les produits d'élaboration. Quelquefois, on le retrouve tout contre le pôle inférieur; il est alors très fortement chromatique et présente en coupe

l'aspect d'un mince croissant. Le pore excréteur de ces cellules est difficilement décelable et paraît être de dimensions très réduites. Il est presque imperceptible et on voit plutôt une légère discontinuité de la cuticule qu'un véritable pore excréteur. C'est la raison pour laquelle la majeure partie des cellules paraît en être dépourvue et c'est seulement par un examen détaillé de tous les éléments qu'on en découvre quelques-uns. Ces cellules sont accompagnées par des éléments aplatis qui paraissent accolés à leur périphérie d'un côté ou de l'autre de la cellule. Il est pratiquement impossible de déterminer leur valeur réelle; d'épaisseur très réduite, ils traversent toute la hauteur de l'épithélium et leurs

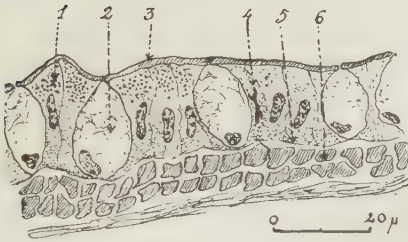


Fig. 31. — Épith. lumineux (octobre). 1 : cell. de soutien avec pigment ; 2 : Photocyte ; 3 : Cuticule ; 4 : noyau satellite ; 5 : basale ; 6 : couche musculaire.

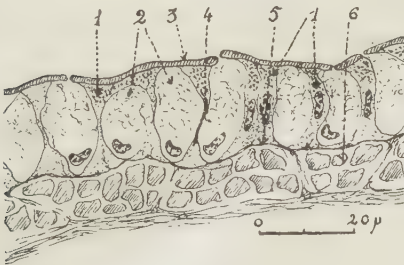


Fig. 32. — Épith. lumineux (juillet-août). Abondance des photocytes. 1 : cell. de soutien ; 2 : Photocytes ; 3 : Cuticule ; 4 : Noyau satellite ; 5 : basale ; 6 : couche musculaire.

noyaux chromatiques sont de forme triangulaire ou losangiques, parfois ramifiés. Peut-être ne représentent-ils que le stade ultérieur des éléments muqueux après l'excrétion des produits de sécrétion. Cette hypothèse n'implique pas l'idée que ces éléments soient dégénérés et le découpage du noyau ou son aplatissement seraient au contraire en faveur d'un processus de reprise de l'activité par augmentation des surfaces d'échange entre le cytoplasme et le noyau (fig. 31).

L'épiderme de la portion antérieure ne montre plus après une transition assez brusque, que des éléments de soutien avec, parfois seulement, de distance en distance, de rares cellules cupuliformes irrégulièrement distribuées.

Les cirres ou branchies, selon les auteurs, sont essentiellement constitués par un axe conjonctivo-musculaire, vascularisé recouvert par l'épithélium de revêtement. Cet épithélium, unistratifié, est également formé par des éléments de soutien et par quelques rares cellules muqueuses réparties de place en place sans localisation précise. On y rencontre aussi, en petit nombre, des cellules granuleuses analogues à celles que nous avons déjà signalées sur l'épithélium de revêtement et dont le contenu consiste en granules de prémucigène.

La localisation très nette du maximum de cellules muqueuses sur les parties latérales du tégument recouvrant les métamères correspond à l'emplacement exact des plaques lumineuses observées sur les animaux vivants. Ce fait précis, l'absence de ces cellules dans la portion antérieure qui n'est jamais lumineuse, la rareté de ces éléments au niveau des cirres dont la luminescence est légère ou, dans la plupart des cas, secondaire, nous permettent d'affirmer que ces cellules sont véritablement les « photocytes » de l'espèce.

Ici également, la photosynthèse paraît donc intimément liée aux processus de mucigénèse ainsi qu'on le rencontre si souvent chez les Invertébrés lumineux.

Cette conclusion trouve une confirmation supplémentaire dans l'observation histologique des animaux présentant un maximum d'intensité du pouvoir photogène. Sur de tels exemplaires le tégument ne présente plus le même aspect que celui précédemment décrit. Il paraît avoir subi une transformation muqueuse de tous ses éléments. Les cellules de soutien ont presque totalement disparu et celles qui ont subsisté avec leur aspect normal sont noyées au milieu d'une quantité considérable de cellules muqueuses cupuliformes. Elles paraissent littéralement étouffées et comprimées par le nombre et la turgescence de ces éléments muqueux. Ceux-ci présentent des stades divers de leur cycle sécrétoire. On rencontre des cellules granuleuses en nombre plus ou moins important selon les territoires considérés. Certaines plages, en effet, montrent une majorité de cellules cupuliformes ou piriformes de taille et de dimensions variables avec quelques rares cellules granuleuses à contenu faiblement coloré. D'autres territoires, au contraire, paraissent être formés de cellules granuleuses plus abondantes et de quelques cellules muqueuses seulement. Dans d'autres portions, enfin, on peut voir des cellules muqueuses turgescentes, des cellules granuleuses à contenu bien caractérisé, et de nombreux éléments aplatis déformés, à noyaux polymorphes en position basale ou latérale et qui paraissent être le stade ultime des éléments muqueux en fin d'excrétion (fig. 32 et 33).

Il semble, également, chez certains individus, que des territoires de la surface des cirres prennent un aspect identique à celui du tégument externe. Mais ce phénomène paraît très limité à certaines portions peu étendues du tégument de ces formations branchiales. La coupe des téguments de la portion antérieure du corps ne montre aucune modification de structure et les palpes qui ne s'illuminent pas davantage pendant ces périodes ne possèdent en aucun point de leur épiderme ni cellules muqueuses ni cellules granuleuses.

Ces divers examens nous permettent donc d'attribuer réellement la fonction photogène aux éléments muqueux cupuliformes décrits, en considérant comme stade de mise en charge les cellules granuleuses et comme stade final les éléments chiffonnés et aplatis à noyaux polymorphes.

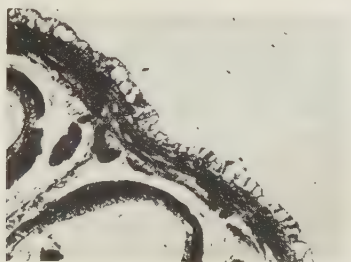


Fig. 33. — Microphotographie d'épithélium lumineux (juillet-août).

Si, chez *Heterocirrus*, la fonction photogène est liée à la mucigenèse elle l'est toutefois d'une façon très différente que dans le cas du *Chaetoptère*. Alors que chez les *Chaetoptères* il y a d'abord émission de granules mucigènes qui s'illuminent en s'hydratant au fur et à mesure de leur émission l'épithélium générateur restant obscur, ici, au contraire, les territoires muqueux s'illuminent tout d'abord et ce n'est que par la suite que paraît se faire une lente issue de mucus conservant encore quelques instants un pouvoir lumineux de faible intensité.

Nous signalerons enfin, pour mémoire, les insuccès que nous avons eus dans les essais de détection du chondriome ou de l'appareil de Golgi. Quelles que soient les techniques employées dans ces deux recherches, aucune d'entre elles ne nous a donné de résultats et nous n'avons pu mettre en évidence aucun de ces organites cellulaires.

Il était logique de penser que les territoires muqueux photogènes de l'épithélium de revêtement avaient une innervation particulière

et peut-être plus abondante. Après des techniques variées, telles que Bielschowsky sur pièces, Bielschowsky-Gros sur coupes, nous n'avons pu colorer que certains gros troncs nerveux partant de la chaîne ventrale.

Les observations histologiques que nous venons d'exposer se sont confirmées par l'étude des rares exemplaires de *Dodecaceria concharum* Oersted que le hasard nous a permis de récolter.

C'est sous le nom de *Heterocirrus saxicola* Grube que MOLISCH signala pour la première fois la luminescence de cette Annélide. Les études histologiques de son appareil lumineux paraissent ne pas avoir été effectuées, à notre connaissance. Comme nous l'avons déjà signalé, les deux exemplaires que nous avons pu examiner appartiennent tous deux à la forme B, épitoque, nageuse. Chez ces individus, également on peut observer, sous l'influence d'excitations tactiles ou de l'immersion dans l'eau douce une émission de lumière douce de coloration jaune vert. Cette luminescence continue, d'une durée approximative de 3 minutes, se trouve localisée à la portion postérieure du corps et se montre en tous points semblable à celle que l'on a observée dans le genre *Heterocirrus*. A l'examen à la loupe binoculaire elle se montre localisée au niveau de plaques lumineuses disposées par paires de part et d'autre de la ligne médiane, sur le tégument des anneaux abdominaux; ces plaques sont constituées ici aussi par des points lumineux rapprochés les uns des autres et séparés par de fines lignes sombres. Ce sont là les organes photogènes.

Après fixation des animaux par le liquide de Bouin et coupes histologiques colorées par les trichromes de Prenant, de Mallory ou de Masson, la structure des photocytes a pu être observée de façon assez nette.

Il s'agit ici également de cellules muqueuses cupuliformes presque totalement localisées aux portions latérales du tégument externe, à l'emplacement même des plaques lumineuses observées sur le vivant. Elles sont accompagnées d'éléments de soutien plus ou moins pigmentés selon les territoires, et de cellules satellites dont la morphologie est semblable en tous points à celles que l'on rencontre chez *Heterocirrus*. Le pore excréteur des éléments cupuliformes paraît faire totalement défaut, mais il est logique de penser que, comme pour les photocytes de *Heterocirrus*, il s'agit aussi d'un fin pertuis dont l'existence passe facilement inaperçue; il est toutefois possible que la sécrétion muqueuse traverse la cuticule qui recouvre de façon continue la surface externe de l'épithélium de revêtement. Les cirres ne possèdent pas d'éléments mucigènes. Leur longueur restreinte ne leur permet pas, comme chez *Heterocirrus*, d'entrer en contact avec la sécrétion muqueuse issue du corps et ceci explique qu'ils ne présentent à aucun moment cette luminescence diffuse qui imprègne les cirres de *Heterocirrus*, compte tenu du léger degré de luminescence propre qu'ils pourraient montrer dans certains cas. Cette constatation confirme une fois de plus la valeur des cellules mucipares dans les processus de photogenèse.

Chez *Dodecaceria*, également, la sécrétion muqueuse s'illumine à l'intérieur des éléments mucigènes et ce n'est que postérieurement qu'elle se répand sur des portions avoisinantes leur conférant ainsi secondairement une luminescente diffuse et de courte durée.

V. — CONCLUSIONS

Chez les *Cirratulidae*, comme chez les *Polynoïnae*, on retrouve une structure identique des photocytes dans les deux genres observés.

Liée à la mucigenèse, la photosynthèse s'effectue de façon différente de celle du *Chaetoptère*. Le mucus s'illumine directement dans la cellule, et il est logique de penser que c'est au moment où se fait l'hydratation des granules de mucigène que s'effectue, en même temps, l'oxydation du complexe luciférine-luciférase qui détermine l'apparition de radiations lumineuses. L'exiguité des pores excréteurs donne une raison valable à ce fait. Il semble que ces pores soient plus aptes à accepter l'entrée de l'eau dans la cellule qu'à fournir une voie de départ pour des granules de mucigène dont la taille est beaucoup plus importante que le diamètre des pores les plus nets que nous ayons observés.

Ceci explique également que, l'oxydation du complexe s'effectuant lentement dans la cellule, par une arrivée restreinte de l'eau de mer porteur d'oxygène nécessaire à la réaction photogène, la luminescence directe primaire des photocytes apparaisse également lentement et s'effectue de façon continue pendant un temps assez long. C'est seulement après transformation du mucigène en mucus et turgescence de la cellule que se déverse la sécrétion conservant encore, à un degré moindre, une potentialité photogène.

Nous sommes donc en présence d'une modalité différente de la photogenèse. Quoique intracellulaire comme chez les *Polynoës* elle est liée à la production de mucus comme chez le *Chaetoptère*. L'épuisement de la sécrétion muqueuse nous donne l'explication du phénomène d'inexcitabilité de ces animaux après une première illumination.

Chaetopteridae

Audouin et Milne-Edwards

I. — MATÉRIEL

Le *Chaetoptère* est une Annélide polychète sédentaire tubicole, formant avec les *Phyllochaetoptères* la petite famille des *Chaetopteridae* Audouin et Milne-Edwards. On a décrit plusieurs espèces du genre *Chaetopterus* Cuvier et certains auteurs pensent qu'il ne s'agit point d'espèces diverses, mais bien d'une seule et même espèce présentant, à cause de sa fragilité et de son pouvoir très grand d'autotomie et de sa non moins grande faculté de redintégration, une morphologie externe très variable dans ses détails et même parfois dans ses grandes lignes. C'est ainsi que certains segments peuvent manquer ou n'être que partiellement régénérés ce qui peut tromper des systématiciens peu familiarisés avec cet animal. Nous envisagerons donc ici seulement l'espèce *Chaetopterus variopedatus* Clap., d'autant que toute discussion morphologique à son sujet n'enlève rien à son caractère étrange ni à son allure générale si tourmentée. C'est sa bizarrerie qui frappe d'abord l'observateur non averti, mais plus encore sa faculté d'émettre une abondante sécrétion lumineuse très spectaculaire.

II. — RÉCOLTE

Quoique signalé dans l'étang de Thau par SOULIER dans son étude des Annélides de cet étang, il nous a été impossible de découvrir des spécimens utilisables, malgré les nombreux dragages que nous effectuâmes tant dans l'Étang des Eaux blanches que dans l'étang de Thau proprement dit ou dans les canaux qui le rejoignent à la mer. Il est possible que certains spécimens y vivent que nous n'avons pas eu la chance de rencontrer ou que les individus signalés aient été simplement amenés de la mer lors de quelque forte marée d'équinoxe et se soient ainsi trouvée exceptionnellement dans l'étang. Les quelques tubes vides ou contenant des fragments d'animal en mauvais état que nous avons pu trouver dans les Eaux blanches ou les canaux proviennent vraisemblablement également des détritiques rejetés par les bateaux de pêche en mer qui continuent souvent le tri de leur poisson ou la toilette du pont bien après être amarrés aux quais du port de pêche.

L'animal, vivant dans un tube en U ou en V ou encore en 8 incomplètement fermé, qu'il s'est sécrété et qu'il ne quitte plus, se rencontre classiquement sur les fonds sableux ou vaseux de toutes nos côtes. Il se montre en quantité très abondante sur certains fonds ainsi que l'ont signalé JOYEUX-LAFFUIE et DELAGE pour les côtes bretonnes. Les deux naturalistes parlent même de véritables pêches miraculeuses : « En 1886, écrit JOYEUX-LAFFUIE, après une tempête des vents du Nord et de Nord-Ouest, j'ai pu constater, sur les Essarts de Langrune, la présence d'une telle quantité de tubes roulés qu'on pouvait facilement en évaluer le volume à dix mètres cubes au minimum. La plupart de ces tubes renfermaient encore l'animal vivant ». Nous avons recherché, d'après ces indications, des *Chaetoptères* sur les plages de Sète et de Palavas, après les gros coups de mer d'Équinoxe : jamais nous n'avons eu la bonne fortune de rencontrer des tubes déshabités, et encore moins, de spécimens vivants.

Il a fallu un hasard pour nous mettre en mesure de nous procurer quelques animaux intéressants. C'est notre ami Monsieur André Veillet qui, à l'occasion de recherches qu'il effectuait à Sète sur un chalutier spécialisé dans la pêche au « violet », a découvert entremêlés aux colonies d'Ascidies ou parmi des Microcosmes des tubes parcheminés desquels il dégagait des *Chaetoptères*. Nous nous permettons donc de signaler cet habitat particulier et qui, nous pensons, est encore peu connu.

Du fait de cette situation inaccoutumée, les tubes sont très tourmentés, irréguliers, parfois très longs avec, dans ce cas, une très grande portion paraissant abandonnée. Ceci crée une très grande difficulté pour dégager l'animal qui le plus souvent se brise en fragments et ne survit alors que très peu de temps.

Les tentatives de conservation de spécimens ainsi récoltés, que ce soit dans leur tube, que ce soit extraits et mis en aquarium à eau de mer courante, se sont révélées désastreuses. Il ne faut même pas 24 heures pour que le *Chaetoptère* le mieux conservé se réduise en une bouillie blanchâtre d'où toute topographie a disparu et qu'il n'est même pas utile de songer à fixer pour des études microscopiques.

Nous avons donc été tenu de faire les observations, expérimentations et fixations nécessaires dans les plus brefs délais après la récolte, c'est-à-dire en ramenant le plus rapidement possible au Laboratoire le matériel prélevé après la journée de pêche, dès la rentrée au port du chalutier sur lequel nous prenions passage.

III. — EXPÉRIMENTATION ET OBSERVATIONS

Comme pour les *Polynoïnae* le terme d'expérimentation pour le *Chaetoptère* dépasse nettement la valeur des manipulations que nous avons effectuées sur ces animaux, tant à cause de leur faible survie que de leur fragilité normale.

Observé la nuit sans autre intervention que la récolte dont nous avons déjà parlé et la mise en aquarium avec le moins d'attouchements possible, le *Chaetoptère* paraît laisser sourdre normalement à une extrémité du tube, l'extrémité céphalique, une faible lueur diffuse continue, qui s'efface graduellement à mesure que l'on s'éloigne de l'orifice de sortie. Il semble que la fonction lumineuse se produise spontanément sans autre intervention extérieure, revêtant un caractère de lenteur et de continuité que nous ne rencontrons pas ailleurs chez d'autres Annélides lumineuses. Toutefois, nous n'affirmons cette observation qu'en tenant compte du fait d'un traumatisme qu'il est vain de vouloir vérifier et qui a pu fort bien se produire au moment de la récolte. Nous signalons qu'une telle luminescence paraissant spontanée et normale n'a pu être observée qu'une seule fois sur les quinze exemplaires intacts que nous avons eus en mains.

Cependant pour examiner convenablement la luminescence d'un *Chaetoptère* il est indispensable de le sortir de son tube. Comme nous l'avons déjà indiqué, cette opération ne se fait pas sans inconvénient pour l'animal qui se scinde en fragments avec une très grande facilité, le point d'autotomie étant généralement situé entre le douzième et le treizième métamère. Les deux morceaux séparés peuvent d'ailleurs émettre de la lumière et sont également capables, au dire des auteurs, de régénérer un individu entier. Le *Chaetoptère* extrait de son tube et placé dans de l'eau de mer effectue des mouvements de contraction et d'extension qui normalement auraient pour résultat son déplacement à l'intérieur du tube. En même temps les appendices que nous avons décrits sous le nom de palettes abdominales battent incessamment l'eau d'un mouvement régulier de va et vient.

C'est alors qu'on peut faire intervenir les facteurs qui déclancheront la production de lumière.

1. *Excitations tactiles*. Si, sur un tel individu on touche un point quelconque du corps, avec un instrument quel qu'il soit, un pinceau très fin par exemple; il se produit immédiatement une émission de sécrétion lumineuse qui se répand doucement sur les parties avoisinant le point d'émission. La lumière ainsi produite est très intense et d'une très belle coloration bleu violacé. Ainsi que le signale JOYEUX-LAFFUIE, c'est un spectacle étonnant que l'embrassement de toutes les parties du corps de l'animal dont les contours se détachent alors très nettement (fig. 34).

L'intensité lumineuse est telle qu'elle éclaire les objets voisins assez rapprochés de la cuve où se trouve l'animal. Si, à ce moment, on promène les poils d'un pinceau à la surface du corps de l'animal, on entraîne une importante quantité de sécrétion lumineuse qui continue à briller au bout du pinceau pendant un certain temps, puis s'éteint progressivement.

Le *Chaetoptère* continue d'ailleurs d'émettre cette sécrétion lumineuse après que l'excitation a cessé et on assiste le plus souvent à une véritable inondation lumineuse en nappe qui se répand sur tout le corps de l'animal et s'étend même au fond du cristalliseur. Il y a production de sécrétion lumineuse, simultanément par toutes les glandes en même



Fig. 34. — Luminescence du Chaetoptère.

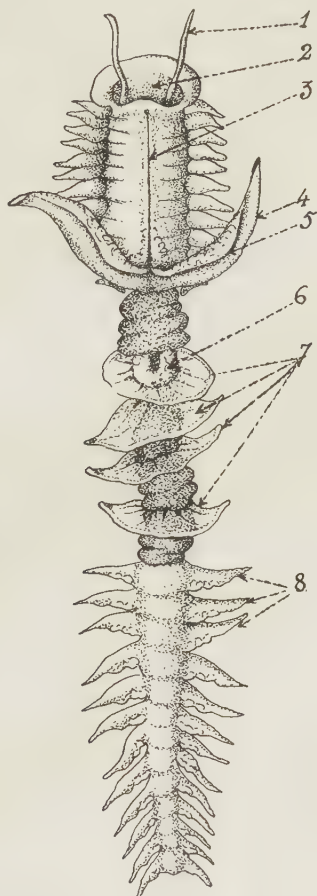


Fig. 35. — Chaetoptère (semi-chématique) Vue dorsale.

1: Antenne. — 2: Entonnoir buccal. — 3: Gouttière ciliée médiane. — 4: parapode aliforme. 5: Gouttière ciliée du parapode. 6: Tubercule médian. — 7: Palettes. — 8: Parapodes abdominaux.

temps qu'un brassage par les palettes abdominales et qu'une extension grâce aux épithéliums ciliés des gouttières des portions antérieures et de l'entonnoir buccal (fig. 35). Des excitations répétées arrivent cependant à épuiser le pouvoir lumineux et au bout d'un certain temps on ne peut plus provoquer de luminescence. Nous n'avons pas pu apprécier le temps nécessaire à la reconstitution du stock de substances lumineuses à cause de la brièveté de la survie d'un animal ainsi épuisé.

2. *Excitations physiques.*

a) *électricité*. — Comme pour les *Polynoës*, nous avons mis en œuvre à l'aide de deux conducteurs en cuivre et d'une pile de lampe de poche, l'action d'un courant électrique faible. Il ne semble pas qu'on obtienne une sécrétion plus abondante ou plus longue par un tel procédé et les modalités de la photogenèse paraissent être les mêmes qu'avec les excitations tactiles.

b) *chaleur*. — Le changement de température n'a pas un effet appréciable sur le *Chaetoptère* à condition évidemment que les différences de température ne soient pas trop importantes. Si l'on obtient effectivement une émission lumineuse, nous pensons qu'il est plus logique de l'attribuer au brassage de l'eau ou à des manipulations directes sur l'animal qu'on change de réceptient.

3) *Excitations chimiques*. — Elles paraissent agir plutôt par action irritative que par une action due à leur nature chimique et nous ne pouvons classer dans ces excitations que l'action des divers fixateurs que nous avons employés sans qu'il nous soit possible d'accorder une valeur prépondérante à tel ou tel de ces liquides en fonction de sa nature et de sa constitution chimiques. Il y a toujours une production de sécrétion lumineuse appréciable mais d'intensité et de durée réduites, lorsqu'on introduit un spécimen dans le liquide fixateur. Nous verrons d'ailleurs plus loin quels sont les résultats de la fixation sur les animaux étudiés.

Ces diverses manipulations successivement employées et sur des animaux ou des fragments d'animaux plus ou moins bien conservés, nous ont permis de conclure d'une part que la luminescence est d'autant plus vive que l'animal est fraîchement capturé et d'autre part qu'il s'agit réellement d'une sécrétion lumineuse et non d'un processus intracellulaire.

C'est par l'observation des points d'émission de la lumière dès le début de la sécrétion que nous avons pu préciser le siège exact de tous les territoires photogènes. Avant de donner des détails à ce sujet il est nécessaire de faire un rappel bref et précis de l'anatomie du *Chaetoptère* dont les diverses variantes ont occasionné bien des erreurs d'interprétation.

Anatomie du Chaetoptère. — L'animal extrait de son tube présente d'abord deux faces, une dorsale concave et une ventrale convexe appliquée

normalement contre la paroi interne du tube. Il est utile de préciser ce point car certains auteurs ont fait la regrettable confusion de décrire comme dorsal ce qui est ventral et inversement.

L'accord est actuellement établi en ce qui concerne la division du corps du *Chaetoptère* en trois régions principales, la région antérieure que certains auteurs appellent la « tête », la région moyenne ou « thorax » et la région postérieure ou « abdomen ». L'unanimité, par contre, est loin d'être réalisée en ce qui concerne les segments constitutifs de ces diverses régions et en particulier le dernier segment de la partie antérieure ou premier segment de la partie moyenne. Il nous paraît que l'opinion de JOYEUX-LAFFUIE est la seule valable et nous décrirons l'animal d'après ses travaux et nos propres observations.

La partie antérieure comprend de 9 à 11 segments (le plus souvent 11) peu distincts, prolongés latéralement par autant de paires de parapodes courts et coniques dont la rame dorsale est seule apparente, la rame ventrale étant atrophiée et formant seulement une saillie légère et peu visible. Sur le premier segment se trouve la bouche, vaste entonnoir cilié dont le bord ventral s'avance en une lèvre proéminente. De chaque côté de la bouche s'insère une antenne mince filiforme et molle. A la base des antennes se trouvent les yeux, peu visibles parfois sur certains spécimens. Les parapodes portent des soies qui s'épaississent fortement et prennent une couleur brune très foncée sur le quatrième parapode. La face ventrale de cette région est convexe lisse et unie alors que la face dorsale montre une gouttière médiane vibratile qui se bifurque à son extrémité postérieure pour continuer son trajet sur les prolongements aliformes du premier segment thoracique ou douzième segment du corps de l'animal.

C'est ce segment qui a été l'objet de discussions importantes parce que présentant une morphologie très différente des précédents et des suivants. Nous adopterons ici l'opinion de JOYEUX-LAFFUIE en le considérant comme le premier segment thoracique. Il est remarquable par la forme toute particulière de la rame dorsale de ses parapodes qui est très développée en forme d'aile. Cette rame a fait donner à ces parapodes le nom de parapodes aliformes et au *Chaetoptère* son nom ($\chi α ι τ η$ = soie et $π τ ε ρ ο γ$ = aile). Terminés en bec de flûte et parcourus par une branche de la gouttière médiane ciliée de la première région, ces deux prolongements aliformes sont ramenés l'un vers l'autre sur la face dorsale de la partie antérieure et accolés par leur section oblique terminale lorsque l'animal est au repos dans son tube. Les deux rames ventrales épaissies, soudées entre elles sur la ligne médiane, forment une sorte de petite selle ou de chaton de bague de forme losangique.

Le treizième segment qui fait suite à celui que nous venons de décrire est plus étroit; il est cylindrique et laisse voir par transparence le contenu vert-noir de l'intestin. Les rames dorsales des parapodes se sont transformées en un organe que JOYEUX-LAFFUIE décrit comme

une ventouse dorsale et qui a l'aspect d'une petite cupule bilobée, à bords épais, portée par un pédicule rétréci. Cette « ventouse » creusée d'une cavité est désignée parfois aussi par le nom de « tubercule » (Anna Krekel). Les rames ventrales réunies et soudées présentent un aspect semblable à celui des rames du douzième segment.

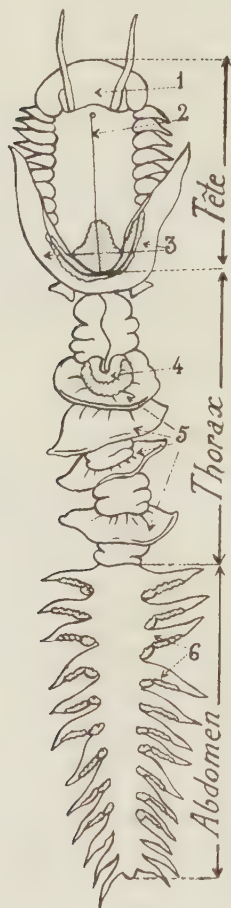


Fig. 36. — Territoires photogènes (ombrés) 1 : Entonnoir buccal ; 2 : Gouttière médiane ; 3 : Parapodes aliformes ; 4 : Tubercule médian ; 5 : Palettes ; 6 : Parapodes abdominaux.

Les 14^{me}, 15^{me} et 16^{me} segments thoraciques ont une morphologie identique, mais la ventouse est ici remplacée par une expansion lamelleuse, transparente, irrégulièrement circulaire, formée d'après JOYEUX-LAFFUIE, elle aussi, par la coalescence des deux rames parapodiques dorsales. Ces « palettes dorsales » dont la forme rappelle celle d'un croissant dont la concavité représenterait la zone d'insertion sur

le corps sont continuellement en mouvement et jouent un rôle primordial dans la circulation de l'eau à l'intérieur du tube. Elles continuent d'ailleurs leur battement sur l'animal sorti de son tube et même sur des fragments isolés. Les rames ventrales de ces segments ont toujours le même aspect que dans les métamères précédents.

L'abdomen occupe à partir du 17^{ème} segment inclus toute la partie postérieure de l'animal. Les métamères sont semblables entre eux et bien délimités sur la face dorsale par des sillons transversaux. Plus développés à la partie antérieure de l'abdomen qu'à sa terminaison, ils possèdent des parapodes latéraux dont la rame dorsale conique, allongée, soutenue par un squelette interne de soies non visibles extérieurement, s'infléchit latéralement en arc de cercle en direction dorsale. En forme de mors de tenailles sur un parapode isolé, leur succession tout le long de l'abdomen aboutit à l'édification d'un tunnel ouvert à sa partie antérieure qui canalise et facilite la circulation d'eau à l'intérieur du tube. Les rames ventrales sont divisées par une échancrure en deux lobes, un lobe interne rectangulaire et plat et un lobe externe plus court et plus épais. Les bords libres de ces deux lobes sont garnis de plaques onciales qui permettent à l'animal de s'agripper aux parois du tube.

Le tube digestif, le système nerveux, les organes segmentaires et l'appareil génital ont été bien vus et décrits d'abord par COSMOVICI et plus tard par JOYEUX-LAFFUIE. Nous n'en parlerons pas ici car ils sont de peu d'intérêt dans les phénomènes de luminescence.

Topographie des territoires photogènes. — (fig. 36). L'étude de la photogenèse chez le *Chaetoptère* a fait l'objet de nombreuses publications dont le manque de concordance et les contradictions nous ont amené à essayer de nous faire une opinion personnelle sur la question. Si WELLE signalait cette luminosité en 1884, PANCERI, le premier, la décrit avec quelques détails. D'autres auteurs tels que CLAPARÈDE ont également étudié les organes lumineux du *Chaetoptère*. Les dernières observations sur ce sujet ont été faites, à notre connaissance, par Anna KREKEL dont nous avons vu les travaux et dont nous parlerons souvent au cours de nos observations personnelles.

A l'inverse de ce que dit JOYEUX-LAFFUIE qui pense que tout le mucus sécrété par l'animal est lumineux, nous devons préciser que seuls certains territoires sont doués de ce pouvoir de luminescence.

D'ailleurs cette constatation, actuellement définitivement admise, nécessite un grand nombre d'observations successives sur des individus variés.

Compte tenu de la morphologie externe de l'animal, telle que nous venons de la préciser voici comment se localisent les territoires photogènes, en dehors des antennes que nous avons déjà signalées comme restant obscures dans tous les cas examinés.

1^o La première glande se localise sur la partie antérieure du corps à l'union du onzième et du douzième segment. Elle est située de chaque

côté de la gouttière médiane et se prolonge en avant sur les dixième et neuvième métamères. Elle affecte la forme d'un triangle à sommet antérieur divisé en deux par la gouttière ciliée médiane.

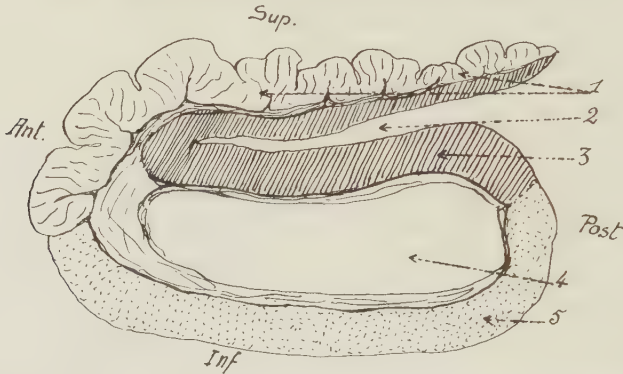


Fig. 37. — Coupe schématique transversale d'un parapode aliforme. 1 : Épithélium lumineux; 2 : Gouttière ciliée; 3 : Épithélium cilié; 4 : Cavité centrale; 5 : Épithélium de revêtement.

2° On rencontre un territoire photogène sur la partie dorsale antérieure des parapodes aliformes à partir de la bifurcation de la gouttière médiane. Ces glandes paraissent prolonger la glande précédente (fig. 37).

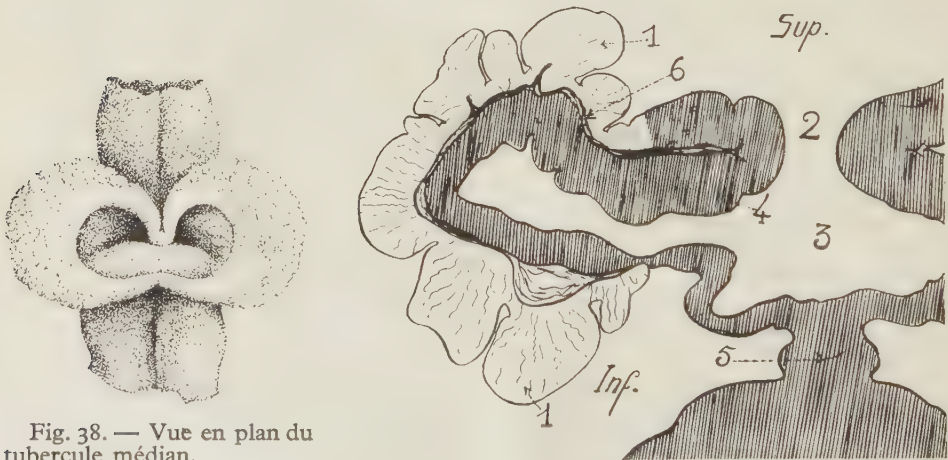


Fig. 38. — Vue en plan du tubercule médian.

Fig. 39. — Coupe schématique du tubercule médian (moitié gauche). 1 : Organe lumineux; 2 : Orifice du tubercule; 3 : Cavité centrale; 4 : Épithélium de revêtement; 5 : pédicule; 6 : axe conjonctif.

3° D'autres glandes siègent sur les portions latérales externes du tubercule médian, coiffant chaque demi-tubercule et se rejoignant en avant et en arrière sur la ligne médiane (fig. 38 et 39).



Fig. 40. — Organes lumineux des palettes (face inf.).

4° Sur la face inférieure des trois palettes dorsales on trouve des glandes rondes et petites situées par paires près de l'insertion de la palette (fig. 40).

5° Celles que l'on rencontre sur le bord dorsal postérieur de chaque parapode abdominal forment deux glandes séparées ainsi distribuées :

a) une glande ovale située près de l'insertion du parapode et munie en son centre d'une fente mince représentant, d'après Anna KREKEL, l'orifice de l'organe segmentaire.

b) une glande allongée, faisant suite à la précédente, courant dorsalement le long de la face postérieure du parapode sans atteindre toutefois son extrémité distale (fig. 41).



Fig. 41. — Organes lumineux des parapodes abdominaux (vue post.).

En dehors de tout examen à l'obscurité des points de sortie de la sécrétion lumineuse, l'examen direct de ces glandes permet de les localiser avec quelque netteté. En effet, on peut leur décrire un aspect externe qui est le même pour toutes. Ce sont des épaississements du

téguments externe, tranchant nettement par leur coloration blanc mat sur le reste du corps jaune ou rose selon le sexe observé. De plus ces glandes montrent, à l'examen de la loupe, une surface turgescente, mamelonnée, sillonnée de fines circonvolutions très complexes qui rappellent assez bien celles des hémisphères cérébraux des Mammifères supérieurs. Tous ces territoires photogènes sont nettement circonscrits et bien distincts des téguments voisins avec lesquels ils ne présentent à première vue aucune zone de transition.

IV. — OBSERVATIONS HISTOLOGIQUES

D'après ces observations sur l'animal vivant, il semble qu'on puisse supposer que les éléments qui forment les organes lumineux appartiennent à un même type cellulaire. Cependant, les travaux de TROJAN, de PANCERI et en dernier lieu d'Anna KREKEL font surtout état de cellules glandulaires remplies de granulations siégeant en grand nombre sur la face supérieure des antennes. Ce sont des éléments glandulaires sveltes, fusiformes qui occupent toute la hauteur de l'épithélium de revêtement des antennes et dont le cytoplasme est bourré de granulations très serrées fortement colorables par l'hématoxyline et la thionine. Ces auteurs leur confèrent de ce fait un caractère muqueux et les signalent comme plus fréquents à la face dorsale ou supérieure des antennes qu'à la face ventrale. Mais nous nous permettons d'affirmer qu'elles ne manquent pas non plus en d'autres points du tégument et en des endroits de l'épithélium de revêtement où jamais ne se manifeste un quelconque pouvoir photogène. Leur nombre y est également considérable et nous serions plutôt tenté de les interpréter avec JOYEUX-LAFFUIE comme des cellules chargées d'élaborer le tube de l'animal ou tout au moins participant à cette élaboration. Nos observations personnelles vont d'ailleurs à l'encontre de celles des auteurs précédents et nous n'avons jamais eu l'occasion de voir une luminescence propre aux antennes quel que soit l'individu examiné et quel que soit le moyen employé pour provoquer la photogenèse. Tout au plus pouvons-nous mentionner l'aspect lumineux que prennent ces antennes après une forte excitation de l'animal. En effet, la sécrétion lumineuse issue des glandes des parapodes aliformes et de la glande médiane du 11^{ème} segment céphalique se répand avec beaucoup de rapidité sur le reste du corps et il n'est pas étonnant de la voir suivre la gouttière médiane dorsale qui prend rapidement sur toute sa longueur l'aspect d'une ligne vivement éclairée. De là la sécrétion gagne l'entonnoir buccal cilié sur lequel elle se répand également et gagne ainsi les antennes qui se trouvent alors illuminées secondairement. Ce phénomène est donc occasionné seulement par l'action mécanique des cils vibratiles qui garnissent en abondance la gouttière médiane dorsale, l'épithélium buccal et la gouttière décrite par Anna KREKEL sur la face dorsale des antennes. Cette explication trouve sa confirmation

dans le fait que la gouttière vibratile a pour rôle à l'état normal, d'amener les particules alimentaires de l'arrière vers l'avant, dans l'entonnoir buccal et qu'elle continue sa fonction lorsqu'il s'agit de sécrétion lumineuse.

Avant de donner la description histologique des organes lumineux, il nous paraît utile de signaler les techniques que nous avons utilisées pour cette étude. Nous noterons donc, d'abord, l'écueil devant lequel on se trouve pour obtenir une bonne observation macroscopique des détails anatomiques de l'animal; il s'agit en l'occurrence de l'abondante émission de mucus qui forme autour du *Chaetoptère* une épaisse gangue visqueuse qui englue les instruments et gêne la dissection. C'est d'ailleurs ce mucus abondant qui a une action désastreuse sur la pénétration des fixateurs. En effet, on est obligé de changer très souvent le liquide fixateur, sauf peut-être dans le cas où l'on utilise l'alcool à 95° ou 100°, ce qui ne saurait passer par ailleurs pour une bonne fixation cytologique. En général, tous les fixateurs aqueux se transforment donc rapidement en un liquide visqueux, sirupeux et filant que l'on doit renouveler jusqu'à 5 ou 6 fois par vingt quatre heures. En dehors de cet inconvénient, on obtient en même temps des modifications profondes de la texture des organes lumineux, modifications macroscopiquement visibles. C'est ainsi que les organes des parapodes aliformes et du tubercule médian du treizième segment, quelques heures à peine après l'introduction de l'animal dans le liquide fixateur, se gonflent, s'effilochent et donnent l'impression d'une masse gélatineuse, translucide, turgescence, débordant nettement les limites normales que ces organes montrent sur l'animal vivant. Ce résultat paraît être dû à l'imbibition importante d'eau par le mucus sécrété ou encore inclus dans les éléments photogènes. En effet, avec les alcools à 95° ou 100°, ce phénomène n'a pas lieu et les résultats paraissent meilleurs, du moins macroscopiquement. Toutefois, il y a, au contraire, une légère rétraction des organes lumineux par déshydratation et les résultats microscopiques ne sont guère favorables. Nous avons alors essayé successivement le liquide de Regaud, de Dubosc-Brasil et deux fixateurs dont voici la composition :

Liquide B_I

Alcool à 80°	40 cm ³
Bichromate de potassium à 5 %.....	40 —
Formol	20 —

Liquide B_{II}

Formol-Eau de mer 20 %	60 cm ³
Alcool à 80°	35 —
Acide acétique.....	5 —

Dans la série de tous les fixateurs employés nous signalerons comme étant les plus efficaces et fournissant les meilleurs résultats le liquide de Helly, le liquide Dubosc-Brasil et le fixateur B_I.

En ce qui concerne les techniques de coloration la technique banale à l'hémalum-éosine-orange G ne nous a guère servi que pour des études de topographie et nous avons donné la plus large part aux trichromes de Prenant, de Mallory ou de Masson complétant toujours nos examens par l'emploi concomitant des techniques de détection des mucigènes et mucus telles que la technique au bleu polychrome et au bleu de toluidine qui mettent en valeur des phénomènes de métachromasie et celle du mucicarmine qui permet de localiser avec précision les éléments générateurs de mucus.

Grâce à des coupes transversales en série des parapodes aliformes nous avons pu confirmer nos observations sur le vivant au sujet des positions respectives de l'organe lumineux et de la gouttière ciliée qui court sur à peu près toute la longueur des rames dorsales de ces parapodes. Ces sections nous présentent approximativement, dans l'ensemble, quatre faces, une face supérieure, une face inférieure, une face antérieure ou orale et une face postérieure. Sur la face supérieure, un prolongement lamelleux et mince forme un toit au-dessus de la gouttière ciliée dont la section s'enfonce très profondément en direction antérieure. L'anatomie et l'histologie de ces régions ont fait l'objet d'une étude très détaillée de la part d'Anna KREKEL et quoique les éléments qui constituent les tissus de ce prolongement et de la gouttière soient d'un assez grand intérêt, nous pensons qu'il est inutile de le reprendre dans ce travail. A la base de cette mince lame apparaissent déjà les premières cellules lumineuses formant ainsi un amas distinct qui recouvre peu à peu la

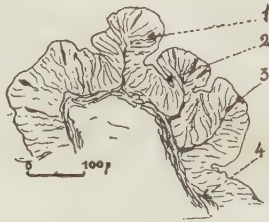


Fig. 42. — Vue semi-schématique de l'épithélium lumineux des parapodes liformes. 1 : Ép. lumineux (photocytes vidés) 2 : Crypte épithéliale; 3 : Cell. éosinophile; 4 : T. conj. muscul.

face inférieure. Cette dernière convexe se continue sans transition nette avec la face postérieure toujours dépourvue d'éléments photogènes. Cette face en s'infléchissant en haut et en avant change de structure et montre un épithélium cilié cylindrique qui va, sur la face supérieure, former la limite inférieure de la gouttière ciliée.

Au point de vue histologique, l'organe lumineux des parapodes aliformes se présente sous forme d'un épithélium très haut festonné,

formant des circonvolutions arrondies et reposant par sa partie interne sur une basale épaisse, nettement colorable par le bleu d'aniline ou le vert lumière.

Cet épithélium est plissé à un point tel que sa surface s'enfonce profondément en limitant des cryptes très étroites à lumière parfois à peine visible, pleines de sécrétion muqueuse et limitées par la partie apicale des cellules lumineuses. La basale forme des axes minces au centre des soulèvements épithéliaux (fig. 42). La surface libre de l'épithélium est recouverte par la sécrétion muqueuse qui forme à ce niveau une nappe continue de filaments enchevêtrés, anastomosés, fortement colorés en rouge par le muci-carmin, en vert éclatant par le vert lumière et en rouge violacé par le bleu polychrome ou le bleu de toluidine. C'est également par ces mêmes colorants et dans les mêmes couleurs que se teignent les sécrétions situées dans les cryptes épithéliales et l'intérieur des cellules lumineuses. Leur coloration est tellement intense qu'il est difficile de distinguer les limites cellulaires. L'aspect général de l'épithélium est également un enchevêtrement extraordinaire de filaments muqueux formant ainsi un abondant lacis très serré.

Pour pouvoir décrire les cellules lumineuses avec quelques détails on est alors obligé d'avoir recours aux trichromes de Prenant ou de Masson. Les limites cellulaires sont alors plus nettes et individualisent des éléments hauts irrégulièrement prismatiques dont le pôle inférieur

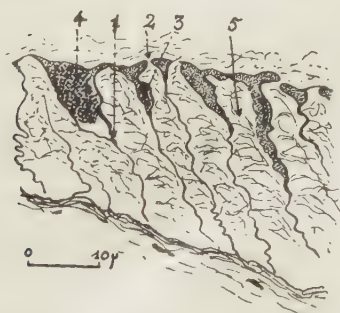


Fig. 43. — Photocytes vides :
1 : limites cellulaires ; 2 : pore
excréteur ; 3 : Noyau ; 4 : cell.
éosinophile ; 5 : lacis muqueux
résiduel.

s'appuie contre la membrane basale déjà signalée. L'apex de ces « photocytes » montre un pore excréteur assez vaste et bien délimité. A son niveau la membrane cellulaire s'épaissit légèrement et forme vers l'extérieur une petite convexité en forme de verre de montre, au pôle duquel est percé le pore excréteur. Il nous a paru que cet épaississement que l'on a cru être une transformation cuticulaire de la membrane cellulaire est en partie constitué par une portion du cytoplasme cellulaire refoulé à la partie supérieure de la cellule. Cet aspect des cellules lumineuses ne paraît pas correspondre à un état normal de l'élément en place mais bien plutôt à un état modifié soit par l'expulsion du produit élaboré

soit par l'action de la fixation. En effet, d'une part, le lacis muqueux que l'on observe à l'intérieur des cellules semble être seulement un résidu de sécrétion sans organisation particulière, d'autre part, les membranes intercellulaires ont un aspect sinueux, plissé affaissé qui permet de croire que, turgescentes au moment du prélèvement de la pièce ou avant toute illumination, les cellules se sont vidées dans le fixateur en émettant cette abondante sécrétion que nous avons signalée dans la description du mode de luminescence de l'animal et des difficultés de la fixation (fig. 43). Il est donc malaisé de se rendre compte exactement de la structure histologique vraie des cellules lumineuses. De quelque façon qu'on s'y

Fig. 44. — Stade de pré-mucigénèse. 1 : contenu granuleux; 2 : noyaux. — 3 : épaissement apical; 4 : cell. laissant échapper le contenu.

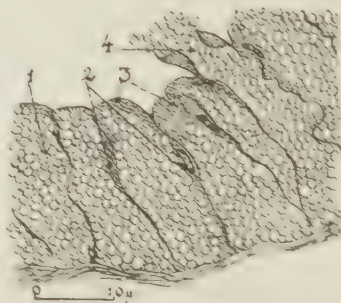


Fig. 45. — Photocytes fixés au Dubocq-Brasil. 1 : Photocyte avec grains; 2 : Apex avec transformation partielle des granules; 3 : Photocyte à petits granules; 4 : Cell. éosinophile.

prenne, l'animal s'illumine toujours dans le fixateur d'une façon brutale et totale. Cette sécrétion continue, quoique obscure, après la mort de l'animal, puisqu'elle rend le fixateur inutilisable et les tentatives d'anesthésie du *Chaetoptère* par les procédés habituellement décrits, éther, ou chloroforme dans l'eau ne donnent pas de résultats et n'empêchent nullement les processus de mucigénèse de se produire.

C'est seulement en examinant des coupes en série de parapodes aliformes que nous avons pu observer quelques cellules lumineuses à l'état normal ou plutôt au stade de pré-sécrétion. Les cellules qui ont

conservé intégralement cette structure sont en général situées sur les bords de l'organe lumineux à l'endroit où se fait le passage entre ces organes et l'épithélium environnant. Il nous a été possible, en outre, d'en rencontrer quelques unes dans le fond des cryptes épithéliales. A ce niveau, les « photocytes » se présentent comme des éléments volumineux irrégulièrement cylindriques prenant largement appui sur la membrane basale sous-jacente. Leur pôle apical semble être dépourvu à ce stade, de pore excréteur, mais on y voit un épaississement important qui est formé en partie par la membrane, en partie par du cytoplasme cellulaire acidophile refoulé à la partie apicale de l'élément. Sur les faces latérales, il est possible de distinguer, occupant une situation variable dans une mince lame de protoplasme, un noyau plus ou moins aplati et allongé, rejeté contre la membrane par les produits de sécrétion qui occupent tout le reste de la cellule. Ce noyau est très peu colorable et de dimensions très petites par rapport à la grosseur du corps cellulaire. Le contenu cellulaire consiste essentiellement en de gros granules accolés intimement les uns aux autres, se colorant uniformément en bleu violet très clair par le bleu de toluidine et le bleu polychrome (fig. 44 et 45).

Entre ces éléments, qui représentent à n'en pas douter les cellules génératrices de substances lumineuses, prennent place des cellules glandulaires étroites, dont le cytoplasme contient de très nombreuses granulations éosinophiles. Ce sont des cellules que l'on retrouve sur

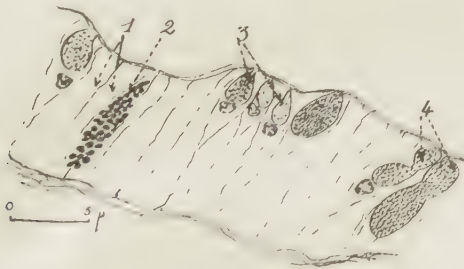


Fig. 46. — Epithelium de revêtement

1 : cellules de soutien; 2 : Cellule hématoxylinophile. 3 : Cellules éosinophiles; 4 : Cellules éosinophiles.

toute l'étendue du revêtement épithélial externe et dont les divers aspects histologiques ne sont que la traduction de leur évolution sécrétoire. Leur contenu, en effet, de purement granuleux qu'il est au début de la mise en charge, passe ensuite par un stade où les granules sont plus volumineux pour aboutir à une flaque unique acidophile remplissant entièrement le corps cellulaire. Il semble qu'on puisse les considérer comme ayant un rôle primordial dans l'édification du tube de l'animal et qu'on puisse les écarter de toute intervention dans la production de

lumière. Il existe également à ce niveau des cellules glandulaires présentant à peu près la même forme allongée et sinueuse et remplies de gros granules se colorant en bleu par le bleu de toluidine, le bleu polychrome ou le bleu de Mallory et en noir plus ou moins foncé par l'hématoxyline. Ces cellules, décrites par Anna KREKEL sous le nom de « cellules glandulaires à hématoxyline », sont beaucoup moins nombreuses que les cellules éosinophiles. Elles paraissent donc ne pas être en rapport avec la luminescence comme le pense cet auteur. Ces cellules se retrouvent d'ailleurs dans des portions non lumineuses du corps de l'animal, en quantité assez importante (fig. 46).

Cette structure histologique valable pour les organes lumineux des métamères précédemment décrits, se retrouve pareillement sur le tubercule dorsal du treizième métamère. Sans entrer dans les détails de la structure histologique ni de la valeur fonctionnelle de cet organe si bizarre et unique situé sur ce treizième segment, nous en donnons ici la description pour situer la position exacte occupée par l'épithélium lumineux. La morphologie externe de cet organe en forme de cupule est éminemment variable chez les individus considérés et nous nous baserons pour notre description sur la forme présentée par la majorité des spécimens que nous avons eu l'occasion d'examiner. Décrit comme un organe arrondi ou ovalaire par les différents auteurs, ce tubercule est édifié par les deux parapodes dont les deux rames dorsales soudées l'une à l'autre forment un bourrelet épais embrassant une cavité centrale de dimensions variables. Cette origine lui confère un aspect biloculé, l'orifice d'entrée étant le plus souvent étranglé dans sa partie médiane au niveau du point antérieur de soudure des deux rames parapodiales. Son ensemble dessine assez grossièrement la forme d'un huit horizontal. C'est au niveau des faces externes des bourrelets latéraux et se prolongeant sur la face antérieure et la face postérieure que prennent place les organes lumineux confluent et intimement unis l'un à l'autre sur la ligne médiane. Une section transversale du tubercule donne une image nette de la situation de l'épithélium lumineux. Dans la figure que nous donnons, la section passe par le pédicule de l'organe et par conséquent, les deux appareils lumineux sont séparés l'un de l'autre par la cavité centrale. Nous n'avons représenté qu'une moitié de la préparation, l'autre moitié étant symétrique par rapport à l'axe médian. La cavité de l'organe communique avec le milieu environnant par un orifice dorsal que nous voyons ici moins large qu'à l'état normal. Il est limité à l'intérieur par un épithélium haut dont l'aspect varie fréquemment selon les points considérés. Il nous paraît superflu, dans ce travail, d'en examiner en détail la structure, tantôt ciliée, tantôt abondante en cellules glandulaires. Cet épithélium se réfléchit au niveau de l'orifice sur la portion externe des bourrelets. Il se continue brusquement par l'épithélium lumineux qui revêt immédiatement le type que nous avons déjà décrit. Les cryptes y sont aussi nombreuses, mais moins profondes. Nous avons pu sur certaines préparations nous rendre compte de l'effet nuisible de la fixation effectuée sur des animaux encore vivants.

En effet, dans la plupart des cellules, la partie apicale jusqu'au quart inférieur est dépourvue de sécrétion, en dehors de quelques rares tractus muqueux tendus entre les parois cellulaires. Le quart inférieur montre, par contre, un important lacs de filaments muqueux non évacués.

Ces divers états des cellules épithéliales lumineuses semblent confirmer les observations faites par de nombreux auteurs et par nous-même sur la structure microscopique de la sécrétion lumineuse. En effet, il a été signalé que la sécrétion lumineuse était constituée par une multitude de petits grains brillants mélangés au mucus abondant qui s'échappe des organes photogènes. Nous avons nous-même observé ce phénomène sous le microscope. Au moment de l'illumination de l'animal, il est relativement aisé de voir, à un grossissement de 700 diamètres environ, que la sécrétion émise n'est pas homogène mais qu'elle est composée d'une multitude de petits points lumineux très brillants qui accompagnent le mouvement du mucus se déversant à la surface du corps et qui s'éteignent progressivement en diminuant de volume. Si l'on éclaire à ce moment, on peut constater que l'origine de ces points lumineux se trouve dans de petits granules sphériques brillants, très nombreux, qui paraissent emprisonnés dans le mucus. Cependant, cet examen en lumière réfléchie prolongé pendant un certain temps, permet de se rendre compte que ces granules diminuent insensiblement de taille, deviennent moins nets et font place enfin à une nappe muqueuse homogène. A ce moment, l'examen de la sécrétion à l'obscurité montre que tout phénomène lumineux a complètement disparu. Il est donc logique de penser que ces granules sont le support des processus de photosynthèse. Ils ont été décrits comme étant de nature lipidique. Aucune des colorations des graisses que nous avons employées successivement après fixation ou à l'état frais, soit par les liquides osmiés comme le Flemming, soit par le Soudan III ou par la technique de Ciaccio, ne nous a confirmé cette conclusion. Nous sommes en droit de penser qu'il ne s'agit point de granules lipidiques, mais, au contraire, de granules de prémucigène existant dans les photocytes au stade préphotogène.

Nous basant sur tous les faits précédemment observés, nous croyons logique de donner aux phénomènes lumineux chez les *Chaetopteridae*, l'explication suivante. Sous l'influence d'une excitation quelconque, les éléments lumineux laissent lentement sourdre par leur pore apical leur sécrétion composée de sphérules de mucigène supports du complexe « luciférine-luciférase ». Le mucigène s'hydrate au contact de l'eau de mer et se transforme lentement en mucus en même temps que l'oxygène apporté par cette eau, oxyde le complexe « luciférine-luciférase » et aboutit à la production de lumière. Ceci explique d'abord que ce sont seulement les granules de mucigène qui sont brillants et non la nappe de mucus dans laquelle ils paraissent englobés et dont ils sont en réalité les générateurs, ensuite que l'organe lumineux ne soit jamais lumineux par lui-même comme il est facile de s'en rendre compte par une observation minutieuse.

Le mucigène présente chez le *Chaetoptère* une hydrophilie intense ce qui explique l'abondance du mucus émis et donne également la raison des échecs de fixation de ces organes. Cette hydrophilie a son utilité dans le mécanisme de la photosynthèse car c'est d'elle que dépend l'importance de l'oxygénation du complexe luminescent et l'utilisation totale de ce complexe par une meilleure pénétration de l'oxygène dans le support de ce complexe.

V. — CONCLUSIONS

Il est assez malaisé de formuler une conclusion qui allie à la fois le point de vue histologique, le point de vue histochimique et l'histo-physiologie de l'appareil lumineux du *Chaetoptère*.

Ce que nous avons observé histologiquement est l'expression exacte de ce qui se passe et nous devons nous contenter de formuler des hypothèses sur le rôle de la fonction photogène. L'étude de la physiologie du *Chaetoptère* en place dans son tube et dans des conditions biologiques normales est rendue difficile sinon impossible par le peu de résistance que présente cet animal aux conditions d'élevage en aquarium.

En l'état actuel de nos observations nous nous croyons autorisé à éliminer d'emblée une intervention du cycle sexuel dans la fonction photogène puisque les deux sexes sont également lumineux et que, vivant fixés dans leur tube enfoui dans le sable ou les paquets d'ascidies, la rencontre des sexes ne s'effectue pas et leur pouvoir lumineux ne leur est donc d'aucune utilité.

Il reste donc comme possibilités à envisager :

1° La défense de l'organisme par l'émission de lumière lors de l'approche d'un ennemi ou de sa pénétration dans le tube. Cette luminescence coïncidant avec la sécrétion muqueuse pourrait peut-être avoir à jouer un rôle dans ce sens.

2° L'attrait que la gerbe de mucus lumineux excrété à la partie antérieure du tube pourrait exercer sur de petites proies qui, se rassemblant au niveau de cet orifice, seraient englouties par le courant d'eau pénétrant dans l'orifice postérieur généralement situé au voisinage immédiat du précédent. Cette dernière hypothèse semble être la plus vraisemblable puisque, d'une part, l'animal souvent visité par des commensaux tels que les *Polynoës* ne semble pas être incommodé par

leur présence et ne montre pas de réaction de défense plus spécialement importante et que, d'autre part, incapable d'aller à la recherche de sa nourriture, il est contraint d'avoir recours à un artifice pour attirer les menus animaux marins susceptibles de lui servir d'aliment. A l'inverse de beaucoup d'autres Annélides qui peuvent quitter leur tube ou aller à la recherche de leur nourriture en transportant leur demeure, le *Chaetoptère* est en effet condamné à la station sur place et, incapable de se sécréter un nouveau tube, meurt rapidement lorsqu'il en est privé.

Nous ne donnons pas comme définitives ces hypothèses. Il reste à les vérifier expérimentalement, mais il semble que seule la mise en œuvre de moyens d'étude permettant la survie de ces animaux en captivité puisse donner l'occasion de cette vérification ou l'édification d'hypothèses différentes.

Terebellidae Grube (Malmgren rev.)

Polycirrinae Malmgren

I. — MATÉRIEL

Parmi les *Terebellidae*, les *Polycirrinae* présentent seuls des espèces actuellement reconnues comme étant lumineuses. Ce sont, dans le genre *Polycirrus*, tout particulièrement deux espèces très connues que l'on trouve signalées comme « phosphorescentes » : *Polycirrus aurantiacus* Grube et *Polycirrus caliendrum* Clap. Il est à remarquer que dans la « Faune de France », Annélides sédentaires, FAUVEL spécifie la « non-phosphorescence » de *Polycirrus tenuisetis* Langerhans, de *Polycirrus denticulatus* Saint-Joseph et de *Polycirrus haematodes* Clap. Ceci paraît démontrer que des recherches spéciales ont été faites dans ce genre et qu'on a pu constater avec certitude que seules les deux espèces citées sont pourvues d'une fonction photogène.

Si nous considérons la bibliographie nous rencontrons peu d'éléments donnant des indications précises et poussées. L. JOUBIN dans ses « Éléments de Biologie marine » signale seulement le genre *Polycirrus*, qu'il met dans les *Syllidiens*, comme émettant de la lumière par les tentacules qu'il considère comme un organe de défense. A part cette vague indication nous ne trouvons guère que E. MANGOLD qui signale la luminescence émise par les *Polycirrus* au niveau du panache tentaculaire, sans en préciser l'origine exacte. PANCERI, quoique signalant des décharges lumineuses au niveau des tentacules, ne donne comme précisions sur les photocytes que leur aspect de glandes ovoïdes unicellulaires.

Nous pensons que cette carence est due à de nombreuses causes que nous examinerons ici parce qu'elles sont des écueils importants pour une étude correcte de ces animaux.

Les *Polycirrus* signalés dans les travaux sur les Annélides, paraissent rares sur nos côtes méditerranéennes, leur récolte nécessite un matériel assez perfectionné. Dans nos dragages sur l'Étang de Thau nous n'en avons jamais ramené et les exemplaires signalés par SOULIER doivent être exceptionnels. Les dragages effectués à bord des chalutiers de pêche côtière nous ont fourni un assez grand nombre de *Terebellidae*, mais jamais de *Polycirrus*. Signalons seulement la luminescence d'un *Terebellidae Amphitritinac*, dont le seul exemplaire en mauvais état

fut fixé mais non déterminé; il serait donc intéressant de reprendre cette question. Nous avons alors recherché les *Polycirrus* à Monaco. Ce n'est qu'après plusieurs essais infructueux au cap d'Ail que nous avons recueilli, au large de Beaulieu, par des fonds variant entre trente et cinquante mètres, quelques rares exemplaires de *Polycirrus* lumineux. Ces premiers spécimens nous ont d'abord servi à la détermination exacte des espèces. *Polycirrus aurantiacus* Grube et *Polycirrus caliendrum* Clap. représentaient notre récolte.

Les deux espèces ne différant guère par leur taille variant entre huit et dix centimètres pour le premier et entre trois et dix centimètres pour le second, ni par leur coloration qui paraît néanmoins plus vive chez *Polycirrus aurantiacus* Grube, il est nécessaire pour les déterminer d'en faire une dissection soignée; en effet, le caractère différentiel se rencontre seulement sur les néphridies qui sont au nombre de trois



Fig. 47. — Aspect semi-schématique du panache tentaculaire d'un *Polycirrus* lumineux.

chez *Polycirrus aurantiacus* Grube et de six chez *Polycirrus caliendrum* Clap. Toutes les fois que nous avons récolté ces animaux, ils étaient nus et avaient donc abandonné le tube muqueux transitoire qui leur sert d'habitat. Les dragages, quoiqu'effectués pendant des temps très courts, de cinq à dix minutes, traumatisaient énormément ces animaux très fragiles et il arrive le plus souvent que l'on prélève dans le paquet déversé par la drague, soit le corps seul de l'animal, soit le panache tentaculaire s'agitant dans une gangue de mucus sali par du sable ou de la vase. Ces tentacules sont alors la plupart du temps intriqués dans les objets voisins et on rompt souvent le panache d'un individu entier en essayant de l'isoler du magma environnant (fig. 47).

Prévoyant les résultats détestables que la rupture du bouquet tentaculaire pouvait avoir sur l'intégrité de la fonction lumineuse, nous avons voulu mettre, en élevage dans l'eau de mer courante, les quelques animaux entiers que nous avons pu capturer. C'est chose impossible que de conserver ces animaux plus de vingt-quatre heures hors de leur habitat normal, et, comme pour le *Chaetoptère*, les temps de survie et d'activité normale ne dépassent guère dix ou douze heures, laps de temps insuffisant pour de bonnes observations et expérimentations sur le vivant. Très rapidement, en effet, quand on n'assiste pas à la séparation spontanée du bouquet de tentacules au moment de l'immersion dans l'aquarium, l'animal perd graduellement sa motilité, ses tentacules se réunissent en boule compacte dans laquelle il est impossible de déterminer avec précision les deux catégories classiques qu'ils présentent.

Enfin, le dernier caractère de ces animaux, ayant trait à l'émission de lumière, sera examiné en détails, dans le chapitre « Observation et expérimentations » ; mais nous pouvons d'ores et déjà indiquer que leur luminescence de faible intensité et de coloration variable selon les individus ne se déclenche que très difficilement et il semble que leur pouvoir photogène s'épuise très rapidement. Ceci est loin de faciliter la localisation des éléments lumineux.

Étant donné le nombre restreint des spécimens que nous avons pu nous procurer, nous avons observé ou expérimenté sur les animaux sans nous occuper, à ce moment-là, de leur détermination précise, supposant et vérifiant par la suite que, dans ces deux espèces du même genre, les organes lumineux sont semblables. Nous pensons que nos descriptions sont valables indistinctement pour les deux, puisque les différences morphologiques ne portent que sur le nombre des néphridies.

II. — RÉCOLTE

Nous ne nous étendrons pas outre mesure sur ce chapitre qui ne comporte pas de précisions particulières. Constatons seulement la rareté de ces animaux que nous n'avons jamais pu avoir à Sète et qui sont faiblement représentés dans la baie de Monaco dans des fonds assez bas et seulement au large de Beaulieu. La drague ramène un ensemble de matériaux inertes tels que vieilles coquilles plus ou moins encroûtées, vieux tubes de Serpules très contournés, vase, sable, fragments de roches et des matériaux vivants appartenant soit à des Annélides, soit à d'autres animaux. L'ensemble est le plus souvent le point d'implantation d'Algues très variée et on y rencontre également des fragments d'Ulves qui augmentent encore la densité de ce milieu. C'est dans les anfractuosités de cet ensemble qu'il faut chercher soigneusement les *Polycirrus*. Comme nous l'avons signalé, la plupart du temps ils sont hors de leur tube

muqueux prenant appui sur le support par leur panache tentaculaire étalé au maximum et accroché par son mucus jusqu'en des points très éloignés du corps. Il est alors difficile de retirer l'animal sans s'exposer soit à rompre une grande partie des tentacules, soit à susciter une autotomie rapide qui sépare le lobe tentaculifère du reste du corps. On rencontre également des lobes tentaculifères séparés du corps et qu'il est encore plus difficile de prélever sans l'abîmer car ils sont eux aussi fortement étalés et envoient des tentacules très loin dans les anfractuosités du support. L'ensemble est généralement enfermé dans une gangue informe, muqueuse, plus ou moins salie par des débris de toutes sortes qui rendent encore plus compliqué l'isolement du panache seul. Les animaux ainsi dégagés avec précaution paraissent en bon état, mais, il semble que le dragage pour si court qu'il soit leur occasionne des lésions, car la mise en aquarium est suivie la plupart du temps par une autotomie au niveau déjà indiqué, isolant ainsi à nouveau le lobe tentaculifère.

Il est donc impossible de suivre la luminescence sur des animaux conservés en aquarium.

III. — EXPÉRIMENTATION ET OBSERVATIONS

L'expérimentation sur de tels animaux si fragiles se réduit à quelques manipulations simples. Nous n'avons pu mettre en pratique que les excitations tactiles ou l'action des changements de milieu.

La lumière émise spontanément a été surtout observée directement, immédiatement après le tri de la pêche, à bord de l'Eider à Monaco, dans l'obscurité du poste.

Dès le début, cette luminescence s'avère comme étant de faible intensité. La lumière douce et continue a une couleur assez variable selon les sujets. Généralement blanc-jaune, elle peut avoir une teinte bleu violacée très pâle chez certains individus. Elle paraît s'effectuer à première vue sur l'ensemble du panache tentaculaire et sur toute la surface des cirres. Dès ces premières observations, il est impossible de déterminer s'il y a ou non émission de substance lumineuse. Nous constatons que l'action des fixateurs ou l'immersion dans l'eau douce ne provoquent ni une émission de lumière d'individus au repos, ni une augmentation de l'intensité lumineuse chez les animaux émettant déjà des radiations lumineuses.

Par la suite, dans une pêche au large de Beaulieu, nous avons encore essayé de localiser, comme nous avions pu le faire pour les animaux précédents, les points précis de l'émission lumineuse.

Voici très exactement les notes que nous avons prises à ce moment-là. Nous n'avons pas pu, malgré les perfectionnements apportés à notre technique d'examen sur place, donner des détails aussi précis sur les points d'émission de lumière que chez les autres animaux. Il est indéniable

que cette émission de lumière est localisée aux tentacules céphaliques, mais la faiblesse de la luminescence provoquée ne donne que des modifications assez vagues. Les questions que l'on pouvait se poser sont les suivantes : tous les tentacules sont-ils lumineux et également lumineux ? Après un examen macroscopique il semble que seuls certains soient doués d'un pouvoir photogène net. Mais l'intrication de tous ces filaments dans le buisson céphalique est telle qu'il est difficile d'apprécier la part que chaque tentacule prend dans ce processus.

La photosynthèse se fait-elle sur toute la surface des tentacules, ou y-a-t-il des territoires spécialisés dans un même tentacule lumineux ? L'examen à la loupe binoculaire et même au microscope semble donner une réponse à cette question : apparemment, certaines plages paraissent brillantes alors que d'autres restent obscures.

A l'occasion de cette sortie en mer nous avons ramassé quatorze exemplaires, en général en fort mauvais état et qui paraissent ne pouvoir pas émettre tant soit peu de lumière, même spontanément. Le seul moyen que nous ayons pu employer avec quelque fruit consiste à prendre et à écraser entre les doigts à l'obscurité une pincée de tentacules. On voit alors apparaître des traînées lumineuses filiformes qui reconnaissent comme substratum des fragments de tentacules. On peut essayer d'examiner ensuite les tentacules lumineux et de les comparer à ceux qui sont restés obscurs. Cette expérimentation simple nous a confirmé le fait que certaines plages sont luminescentes et d'autres obscures sur un même tentacule. Parmi tous les tentacules prélevés, l'examen des fragments montre que seuls les gros tentacules paraissent doués de luminescence, les petits restant généralement obscurs. Mais l'appréciation de ces différences minimes peut être faussée par le fait que la manipulation traumatise et, le plus souvent, écrase complètement ces organites très fragiles. Nous avons essayé de faire l'étude histologique de ces fragments séparés et fixés, mais après de telles manipulations ils sont illisibles au microscope. Nous avons complété ces examens effectués à bord par des observations en chambre noire des exemplaires recueillis. N'ayant pas eu de meilleurs résultats, nous avons encore essayé de laisser reposer les animaux une nuit dans un aquarium à eau de mer courante. Le lendemain matin, ils étaient tous morts, à l'exception de quelques uns qui présentaient quelques faibles mouvements de la partie postérieure du corps. Ces derniers n'ont pas davantage donné de luminescence.

Mis dans les fixateurs, ces animaux répètent le phénomène que l'on obtient avec le *Chaetoptère*. Ils émettent une très grande quantité de mucus et le liquide, quel qu'il soit, devient rapidement filant épais et visqueux de telle sorte qu'il est nécessaire de le renouveler fréquemment.

Après quelques essais infructueux, nous avons pu avoir un exemplaire qui nous a fourni une luminescence plus abondante que les précédents. Nous avons confirmé, à la faveur de cette observation, les renseignements obtenus précédemment. Tous les tentacules ne sont pas lumineux ;

certaines catégories, paraissant être les plus grêles, n'émettent pas de lumière. La luminescence reste donc nettement localisée aux gros tentacules terminés en massue. Parmi ceux-ci, la luminescence ne se fait pas uniformément sur toute leur longueur. Certaines plages du tégument externe s'illuminent assez vivement alors que d'autres restent obscures. Mais on ne peut affirmer qu'il y ait une distribution régulière et systématisée de ces portions lumineuses, elles sont réparties au hasard sur la surface des tentacules luminescents. Il faut cependant noter qu'il est impossible de bien individualiser chaque élément dans le lacs de ce panache tentaculaire et que ces constatations ne sont valables que comme confirmation des observations précédentes.

Il serait inutile de relater ici les maintes tentatives vaines que nous avons faites pour préciser davantage la question. Comme nous l'avons déjà indiqué, les expérimentations sur ces animaux sont pratiquement inexistantes.

IV. — OBSERVATIONS HISTOLOGIQUES

Nous avons pour ces études, fixé en totalité, soit des panaches tentaculaires isolés par autotomie, soit des individus à peu près intacts, dont deux seulement ont conservé leur lobe tentaculifère dans le liquide fixateur. Nous avons également essayé des fixations multiples dont les meilleures nous ont été données par le liquide Bouin, le formol — eau de mer, en proportions variant de dix à vingt pour cent, et par le liquide de Flemming qui nous permettait ainsi de déceler la présence possible de certains lipides. Toutes ces opérations, quel que soit le fixateur employé, ont suscité de la part des animaux une abondante excrétion de mucus.

Les coupes histologiques ainsi obtenues après inclusion en paraffine et colorations diverses nous ont permis de mettre en évidence des différences de structure nettes et une certaine catégorie d'éléments cellulaire dont le rôle dans la photogenèse paraît indéniable. Il nous paraît utile avant d'en discuter de faire une description générale de la structure histologique, non seulement des tentacules mais également du tégument externe recouvrant le corps de l'animal. Ce dernier n'étant en aucune circonstance générateur de lumière, il pourra nous servir, à l'occasion, de terme de comparaison.

1° *Tégument externe.* Il est essentiellement constitué par trois catégories cellulaires dont deux ne sont que les stades différents d'un même élément. Les premières cellules, les moins apparentes et les moins nombreuses, que nous pourrions appeler des cellules de soutien, paraissent écrasées latéralement et déformées par les deux autres catégories. Elles ont un cytoplasme apical plus ou moins fibrillaire, un corps mince

et une partie basale plus étalée dans laquelle prend place un noyau irrégulièrement arrondi. Ces cellules reposent sur un mince feutrage de fibrilles collagènes qui les sépare d'une couche musculaire sous-jacente. Elles comportent à leur pôle externe une cuticule chitineuse mince et souple qui s'étend également au-dessus des éléments voisins, mais semble percée dans son étendue de très nombreux pores excréteurs.

A côté de ces éléments, prennent place toujours sur un seul rang, de grosses cellules vacuolaires vides, dont le noyau déformé, aplati ou en croissant, occupe le plus souvent la base de la cellule, mais peut également se rencontrer sur les portions latérales. Si les colorants habituellement employés dans les techniques banales ne montrent aucune particularité de ces cellules, le muci-carmin, par contre révèle l'existence de filaments de mucus fortement colorés en rouge et qui occupent le plus souvent dans la cellule une situation périphérique. On les rencontre, en effet, plus fréquemment accolés contre la membrane cellulaire, que formant un treillis au centre de la cellule même.

Ces cellules sont donc des cellules muqueuses, et on peut affirmer, que l'épithélium externe est un épithélium essentiellement mucipare.

De distance en distance se montrent des cellules de morphologie nette et qui ressemblent parfaitement aux cellules caliciformes de l'intestin des Vertébrés. Leur corps ovalaire est bourré de granules réfringents, colorés en rose par l'éosine ou en vert par le vert lumière. Ce corps se termine vers la base par un prolongement conique à sommet interne; il est constitué par une plage de cytoplasme peu acidophile contenant un noyau chromatique de section triangulaire. Un pore excréteur très visible perce la cuticule, et dans l'état de la cellule actuellement décrit, ne donne passage à aucun produit. Les granules sont du mucigène ou du prémucigène, et ces cellules représentent le stade initial des éléments mucipares. Ils sont en faible quantité : ce fait ne présente rien de surprenant si on se rappelle la quantité de mucus que déversent ces animaux dans le liquide fixateur. Il est probable que, si par un procédé quelconque on pouvait étudier le tégument externe avant cette mucigenèse post mortem, on constaterait une proportion beaucoup plus grande de ces cellules caliciformes. Seules, quelques-unes subsistent donc après le fonctionnement continu de la mucigenèse dans le fixateur. Comme pour le *Chaetoptère*, ces éléments se vident mais ils éliminent davantage leur sécrétion muqueuse dans le cas du *Polycirrus*, peut-être par le fait de la permanence d'une contractilité plus grande des faisceaux musculaires sous-jacents ou peut-être simplement par le fait que leur pore excréteur permet une évacuation plus facile et plus rapide du mucus que dans le cas du *Chaetoptère*.

Quoi qu'il en soit, on peut affirmer qu'aucun de ces éléments ne représente les cellules photogènes.

Le lobe tentaculifère ne présentant par lui même aucune luminescence nous signalerons seulement qu'il est recouvert par un épithélium unis-

tratifé de cellules de soutien à cytoplasme fibrillaire, foncées, régulières, parmi lesquelles on ne trouve jamais d'éléments mucipares.

2° *Tentacules*. Si, à première vue, dans un paquet tentaculaire, il est difficile de se rendre compte des différences entre ces formations, il est aisé par contre de les voir dans les coupes histologiques. Ces deux catégories, signalées d'ailleurs par tous les auteurs et mentionnées dans les Faunes, présentent sommairement les caractéristiques suivantes : les petits tentacules sont reconnaissables par leur petit diamètre, leur section arrondie, leur épithélium de revêtement homogène ; les grands tentacules montrent d'emblée une taille plus importante, une section transversale irrégulière en forme de cœur de carte à jouer et un épithélium de revêtement hétérogène. Il est nécessaire d'examiner en détails ces éléments pour pouvoir établir l'histologie des cellules photogènes. Nous nous attacherons plus spécialement à l'étude de l'épithélium.

a) Les petits tentacules. — De section circulaire, présentant seulement à la périphérie quelques petites ondulations, probablement dues à la fixation, ils sont enveloppés entièrement par un épithélium simple de revêtement montrant une différenciation cuticulaire nette de nature chitineuse. Cette cuticule fine s'étend sans solution de continuité sur toute la surface épithéliale, et peut présenter en certains points des épaississements ou des ornements filiformes.

L'épithélium est formé par une seule catégorie de cellules prismatiques tantôt cubiques, tantôt plus hautes, mais toujours assez courtes. Ces variations de tailles sont dues seulement à l'état de contraction de la musculature qui forme la deuxième assise interne de ces tentacules. Cette musculature lisse longitudinale est séparée de l'épithélium par une membrane basale vraie, réfringente que l'on peut mettre facilement en évidence par les colorants habituels du collagène et qui sert de point d'insertion aux muscles. Plus en dedans on trouve un tissu conjonctif très lâche rappelant le tissu muqueux. Au centre, se creuse une cavité vide, paraissant en certains endroits limités par un endothélium assez haut dont on voit nettement les contours et les noyaux ovalaires. Il s'agit probablement de diverticules cœlomiques qui se prolongent jusque dans ces tentacules.

L'étude de l'épithélium nous amène à signaler que ses éléments constitutifs sont des cellules à protoplasme fibrillaire, contenant un gros noyau ovalaire médian. Ces noyaux, à chromatine en petits blocs, occupent tous la même hauteur dans chaque cellule et forment ainsi une couche ininterrompue autour du tentacule. Dans aucune des sections des petits tentacules, l'épithélium ne possède de cellules mucipares, ni d'autres catégories cellulaires (fig. 48).

b) les gros tentacules. — De forme grossièrement triangulaire en cœur de carte à jouer, leur section transversale nous montre déjà topographiquement des différences histologiques frappantes, quelles

qu'en soient les dimensions. Ces sections, en effet, ne sont pas toutes de même taille et dans des coupes en série du lobe tentaculifère entier, on se rend très bien compte que, de diamètre à peu près identique à celui des petits tentacules, au voisinage de leur point de départ les grands

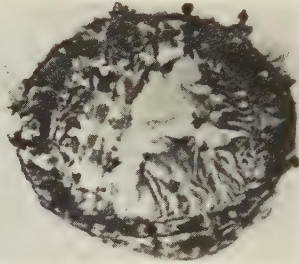


Fig. 48. — Petit tentacule, coupe transv. Épith. homogène.

tentacules augmentent insensiblement de taille au fur et à mesure qu'ils se rapprochent de leur extrémité distale. A ce niveau, ils atteignent largement le double de leur diamètre du point de départ. Ils ont donc vraiment une forme en massue, renflée à l'extrémité libre. Une des faces est déprimée assez profondément par une gouttière médiane ou l'on reconnaît immédiatement la présence d'un épithélium cilié débordant



Fig. 49. — Gros tentacule, base, Gouttière ciliée, Cellules muqueuses, Photocytes.

légèrement sur les flancs de la gouttière et empiétant ainsi un peu sur l'épithélium voisin. Les deux autres faces, légèrement convexes, se réunissent en formant un angle arrondi au point opposé à la gouttière ou peuvent même, dans certaines coupes, former un demi cercle fermé, réuni à la gouttière médiane. Toutes ces comparaisons sont évidemment approximatives et ne revêtent jamais un aspect géométrique net du

fait des déformations dues aux fixateurs, à l'état de contracture des tentacules ou aux petits plissements de la cuticule chitineuse qui revêt la surface de ces tentacules (fig. 49).

L'épithélium cilié de la gouttière médiane, est un épithélium simple, formé d'éléments prismatiques hauts, jointifs, à l'exclusion de tout autre élément surajouté. On rencontre seulement à la base, entre les cellules prismatiques, de petits éléments coniques, à noyau parfois en mitose, distribués sans ordre spécial et qui semblent être des cellules de remplacement.

Les cellules ciliées ont un noyau ovale, étroit, basal, à chromatine granuleuse. Le cytoplasme strié par une fibrillation longitudinale est généralement sombre. La ciliature est formée de longs cils vibratiles, tous de même longueur, formant une nappe continue à la surface externe de la gouttière. Ces cils prennent naissance à partir de corpuscules basaux que l'on distingue nettement après coloration par l'hématoxyline. Des racines ciliaires partant de ces corpuscules basaux plongent dans le cytoplasme apical et se confondent très rapidement avec la striation longitudinale de tout le cytoplasme. Il est possible que cet appareil cilié soit un mode de préhension des particules alimentaires en même temps qu'un moyen de brassage permanent de l'eau de mer qui les baigne.

En dehors de la gouttière commence brusquement l'épithélium externe de revêtement. Également très haut et unistratifié, il montre des variations notables selon les territoires considérés, dans un même tentacule. Ces variations se voient tout particulièrement dans des coupes très obliques ou même presque longitudinales comme on en rencontre fréquemment dans les préparations. Cet épithélium repose sur un feutrage de fibrilles collagènes qui le séparent des couches musculaires sous-jacentes. Ces couches sont constituées par une assise externe circulaire, la plus importante et une assise interne longitudinale fine et continue qui forme en dedans une limite nette. Au centre, on peut décrire un tissu conjonctif de même type que dans les petits tentacules, et, généralement située au-dessous de la gouttière ciliée médiane, une cavité vide limitée par une couche de cellules très aplaties et parfois difficiles à distinguer. On rencontre assez fréquemment de part et d'autre de cette cavité, ou simplement d'un seul côté, une formation tubulaire limitée par des cellules cubiques à noyau arrondi et qui peut faire penser à une formation vasculaire. Elle fait défaut dans bon nombre de gros tentacules (fig. 50).

Les diverses catégories cellulaires, au nombre de trois, sont nettement visibles et différemment distribuées dans l'épithélium de revêtement des tentacules. Nous allons les décrire successivement en détails.

1° Les cellules de soutien sont aplaties dans le sens de leur largeur. Comprimées latéralement par les éléments voisins de type différent, elles sont les moins nettes, car leur cytoplasme se montre plutôt comme

un épaississement plus important entre deux cellules voisines que comme un véritable élément cellulaire individualisé. Le noyau, rejeté à la base ne présente guère de différences avec les noyaux voisins. La cuticule chitineuse externe est mince, simple et paraît avoir été élaborée par ces

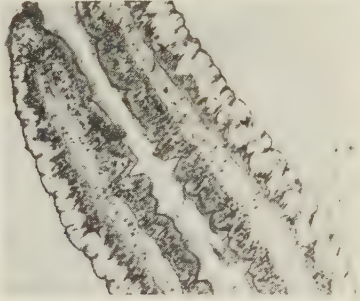


Fig. 50. — Coupe longitudinale passant par la gouttière cilie.
Extrémité distale.

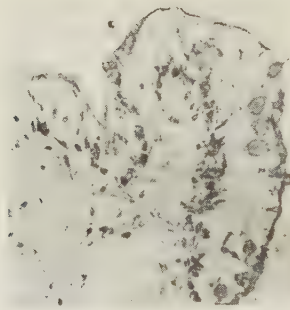


Fig. 51. — Gros tentacule, Fort grossissement, Col. Hem. Eos. Or. Photocytes
(l'un d'eux avec massue filiforme).

éléments de soutien. Ces cellules sont parfois plus nombreuses et plus nettes au niveau de certaines plages dans lesquelles les autres types cellulaires sont plus rares ou même inexistants. Elles ont alors une morphologie approximativement identique à celle des cellules des petits tentacules.

2^o Les cellules mucipares. — De beaucoup les plus nombreuses, elles ressemblent à s'y méprendre à celles que nous avons trouvées sur

le tégument externe du corps. Toutefois, elles sont plus hautes et plus larges et ce sont elles qui compriment et étouffent les cellules de soutien. Munies d'un pore excréteur très net, elles ont un noyau basal petit et ovalaire qui prend place au milieu des noyaux des cellules voisines approximativement sur une même hauteur. Avec les cellules de soutien elles forment dans bien des territoires les seuls éléments constitutifs de l'épiderme. Dans ces cas, les éléments de soutien sont encore plus comprimés et difficiles à voir. Il est d'ailleurs possible que ces dernières se transforment à leur tour en éléments mucipares qui constituent alors la seule catégorie cellulaire visible. Ces cellules mucipares ne paraissent pas avoir un rôle particulier dans la luminescence puisqu'elles sont représentées sous la même forme et avec la même structure aussi bien sur les tentacules lumineux que sur le corps de l'individu qui n'est jamais luminescent. Elles sont ici accompagnées, comme sur le tégument du corps, par des cellules cupuliformes à granules de prémucigène ou de mucigène de même morphologie et de même rôle (fig. 51).

3° Les cellules éosino-hématoxylinophiles. — L'explication de cette terminologie apparaîtra justifiée lorsque nous aurons vu les stades par lesquels passent ces cellules. Elles sont immédiatement reconnaissables et occupent des territoires très variables sur les tentacules. Tantôt très nombreuses, tantôt disséminées, parfois inexistantes, elles montrent des aspects très différents dans des points très voisins. Ces images correspondent à des stades divers de leur évolution. Occupant généralement toute la hauteur de l'épithélium ce sont, à l'état de réplétion sécrétoire, de gros éléments régulièrement ovalaires dont le noyau basal est un peu plus colorable que les noyaux voisins. Le contenu cellulaire est formé de fins granules éosinophiles laissant subsister entre eux de fins espaces clairs. Ces granules paraissent d'ailleurs subir eux-mêmes une évolution à l'intérieur même des cellules. Si l'on considère des éléments paraissant plus jeunes, on constate que ces grains sont de taille beaucoup plus réduite. La zone ovalaire de la cellule est située dans la partie externe de l'épithélium et est reliée à la portion de cytoplasme basal par un fin tractus cytoplasmique très net. Dans de telles cellules les granules très petits sont probablement au début de leur formation. Entre ces éléments jeunes et les grosses cellules occupant toute la hauteur épithéliale on peut observer tous les stades possibles d'évolution jusqu'au stade de réplétion cellulaire. Le contenu granuleux est suffisamment colorable par les techniques banales pour être mis en valeur. Il ne présente en aucun cas de spécificité, ni d'affinités particulières pour les colorants du mucus ou du mucigène.

Bien plus intéressantes sont les modifications de ces éléments au moment de l'excrétion de leurs produits d'élaboration. Cette excrétion revêt un caractère très particulier. Tout d'abord, on assiste dans la cellule même à une fonte des granules de la partie apicale, qui s'estompent confluent les uns avec les autres et forment une plage uniforme. Cette

fonte s'accompagne d'un changement d'affinité chimique et la flaque ainsi constituée devient fortement hématoxylinophile, alors que les granules encore intacts restent éosinophiles. Par la technique de Prenant on met ainsi parfaitement en évidence l'aspect bicolore de ces éléments qui n'ont pas encore commencé l'expulsion de leurs produits. La partie apicale alors fortement colorée en noir et sans trace de granulations

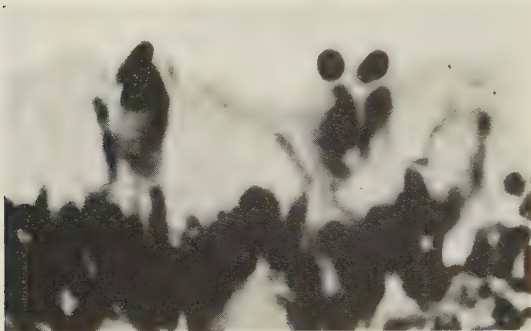


Fig. 52. — Color. hématoxyline: Aspect bicolore des photocytes. Début d'élimination à droite.

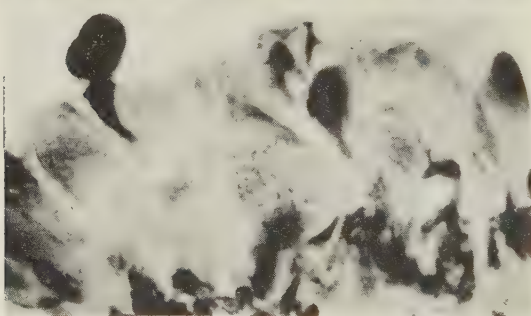


Fig. 53. — Color. hématoxyline: Cellules granuleuses, cell. bicolores, masse en voie d'élimination.

est suivie en dedans par une faible zone de transition de couleur grise où commence à s'effacer le contour des granules, c'est la ligne de progression de leur transformation chimique (fig. 52).

Dans d'autres cellules, la partie la plus foncée commence à s'évaginer en un petit dôme arrondi noir qui rebrousse en dehors les contours du pore excréteur donnant ainsi en coupe l'aspect de deux lèvres cuticulaires dirigées en dehors. Ces aspects ne se voient bien qu'après coloration à l'hématoxyline. Ce stade est suivi par une issue de la substance plus importante qui grossit à l'extérieur alors qu'elle diminue dans la cellule. En même temps se produit la progression de la fonte granulaire dans toute la cellule qui se colore alors en noir foncé. Ainsi, bon nombre de cellules se montrent surmontées d'une masse arrondie plus ou

moins importante en communication avec le contenu cellulaire par un étranglement très marqué au niveau du pore excréteur. A la fin de ce processus sécrétoire, la cellule d'abord triangulaire, n'est plus représentée que par un mince filament noir traversant toute la hauteur de l'épithélium et surmonté d'une masse plus ou moins arrondie de substance excrétée (fig. 53). Cette succession d'images donne l'impression que la cellule exprime par une action forte son contenu à travers un orifice trop étroit. Ces flaques ne forment en aucun cas une figure semblable au panache muqueux des cellules caliciformes et conservent toujours un contour arrondi et net comme si elles étaient entourées d'une membrane fine. Cependant, en examinant toutes ces cellules en voie d'excrétion, on se rend compte que, peu à peu les massues perdent leurs dimensions primitives, se réduisent et finalement disparaissent complètement sans



Fig. 54.— Schéma des stades évolutifs des photocytes dans le genre *Polycirrus*. 1, 2, 3, Stade granuleux; 4 : Début de fonte des granules; 5 : Cellule bicolore avec massue; 6, 7, 8, 9, 10 : Élimination de la massue; 11 : Stade terminal.

qu'on puisse déceler le processus qui préside à cette fonte. Il est fréquent de trouver dans l'épithélium des filaments noirs non surmontés de massue dont le pore excréteur paraît inexistant, mais qui montrent à la base une plage cytoplasmique acidophile triangulaire contenant le noyau. Ce noyau, non déformé, ne montre pas trace de dégénérescence et paraît conserver un aspect normal quelque soit le stade considéré. Il semble donc que de pareils éléments soient aptes à récupérer leurs fonctions élaboratrices après l'émission de leurs produits et ceci grâce à leur noyau intact et à la plage de cytoplasme pur subsistant après le stade ultime (fig. 54).

Il est évident que des études plus précises sur le vivant, telles que nous les avons faites sur les animaux précédemment décrits, manquent dans le cas du *Polycirrus* pour les raisons que nous avons déjà indiquées. Cependant, à la faveur des quelques observations biologiques que nous

avons faites et surtout d'après les examens cytologiques, nous pouvons tirer des conclusions certaines au sujet des « photocytes » du genre *Polycirrus*.

Aucun des territoires d'un tentacule contenant la dernière catégorie cellulaire n'est complètement dépourvu ni de cellules de soutien, ni de cellules mucipares. Par contre, on peut voir d'autres points où les cellules éosino-hématoxylinophiles sont parfaitement inexistantes. Étant donné que les éléments mucipares et les cellules de soutien sont représentées avec autant d'abondance dans le tégument externe du corps, qui n'est jamais lumineux, que les éléments de soutien sont seuls représentés sur les petits tentacules, qui restent également obscurs, et que seuls les gros tentacules qui présentent des zones sombres ou lumineuses montrent les éléments particuliers que nous venons de décrire, distribués eux aussi selon des plages irrégulières, il est logique de penser que ce sont ces derniers éléments qui sont les « photocytes » de ce genre.

Ne se rencontrant en nul autre endroit que sur certaines parties du tégument tentaculaire, ces cellules ont un mode d'excrétion qui paraît correspondre parfaitement avec ce que nous avons pu observer sur le vivant chez ces animaux. En effet, la luminescence chez les *Polycirrus* est une luminescence faible, continue et qui ne laisse apparemment aucune trace sur les instruments qui servent aux manipulations. Or, la sécrétion de ce troisième type cellulaire se fait sur un mode lent, car on peut vérifier l'existence de divers stades d'élimination de la substance élaborée, très rapprochés les uns des autres. Il est certain que le passage en totalité de la substance issue de la transformation des granules, sous forme de massues éliminées par un pore excréteur étroit, ne peut se faire de façon brusque, mais seulement lentement sous l'influence soit de la contraction de la couche musculaire des tentacules, soit du tonus propre de la cellule elle-même.

Nous pouvons donc affirmer que les cellules que nous avons appelées éosino-hématoxylinophiles sont les « photocytes » des *Polycirrus*.

Comment concevoir la photogénèse chez ces animaux, à partir de tels éléments ?

Rappelons que nous avons pu, dans le cas du *Chaetoptère*, parce que le matériel s'y prêtait mieux, voir dans la sécrétion lumineuse les granules de prémucigène s'illuminer dans l'eau de mer par hydratation et oxydation et disparaître lentement en formant une nappe muqueuse. Ici, le matériel, difficile à observer, possède l'inconvénient d'émettre une luminescence peu abondante spontanément et difficile à provoquer artificiellement. Cependant, nous pouvons penser, par analogie, quoique les éléments en cause ne soient pas mucipares, que les granules de ces cellules, qui commencent à s'hydrater dans la portion voisine du pore excréteur acquérant ainsi à ce niveau une réaction basophile, continuent leur hydratation et leur oxydation pendant leur issue. Ils arrivent ensuite à se dissoudre et à disparaître insensiblement dans l'eau de mer après

la fin de ces processus. Ce sont les granules qui sont le support des substances photogènes. Leur hydratation et leur oxydation suivant un processus lent et peu abondant réalise ainsi le complexe générateur de lumière.

Des imprégnations à l'argent des tentacules en totalité par les techniques de Bielschowsky et de Bielschowsky-Gros nous ont parfois montré un filet nerveux courant dans ces tentacules; mais leur situation exacte et leurs terminaisons ultimes n'ont pu être observées. Il est fort probable que les *Polycirrus* obéissent à la loi commune de la subordination de la photogenèse à l'action du système nerveux. Toutefois, cette action n'apparaît pas de façon aussi évidente que chez les autres animaux et aucune expérimentation ni détection morphologique ne nous permet de l'affirmer.

Comme dans le cas des *Syllis* où on peut voir morphologiquement la transformation des éléments dans le but de produire la lumière, ici aussi nous assistons à l'émission de produits lumineux; mais il est regrettable que les conditions de Laboratoire ne permettent pas l'élevage de tels animaux et nous privent ainsi de la possibilité d'observer la réfection des produits photogènes sur un organe expérimentalement épuisé.

V. — CONCLUSION

Comme pour les animaux précédents, les photocytes représentent ici aussi une spécialisation de certaines cellules épidermiques. Il semble dans le cas qui nous occupe, que les cellules de soutien interviennent pour donner naissance aux photocytes puisque, à part la question de la coloration à l'hématoxyline des cellules photogènes en fin de sécrétion, elles ressemblent, à ce stade, aux cellules de soutien normales. Cependant, on peut affirmer qu'il y a permanence des éléments éosino-hématoxylinophiles qui possèdent en fin d'excrétion tous les éléments cellulaires nécessaires à un nouveau cycle. Il n'y a donc pas dégénérescence de l'élément comme cela se présente chez d'autres Annélides. Le processus d'élimination des produits élaborés présente un caractère de lenteur qui s'accorde parfaitement avec la caractère inconstant des réponses photogènes aux excitations extérieures. Le nombre relativement peu élevé des territoires photogènes suffit à expliquer la faible luminescence de ces animaux. Il semble d'ailleurs que dans leur état naturel et dans leur habitat normal leur luminescence soit spontanée et continue, se renouvelant incessamment par un cycle continu des photocytes.

Si certains auteurs pensent que la luminescence a une variation saisonnière et peut même varier avec les phases des astres ou dans certains cas, avec l'état de la mer, les faits réels manquent pour affirmer une telle hypothèse.

Nous avons essayé de dégager pour certaines des Annélides le but de cette production de lumière. Il semble que dans le cas des *Polycirrus* nous puissions formuler une hypothèse assez logique. Ces animaux vivent apparemment dans une immobilité presque absolue. Il n'est pour s'en rendre compte que de les voir agir dans un aquarium et de constater le peu de facilité de locomotion des individus ainsi observés. Ce sont donc des animaux qui ne peuvent absolument pas aller à la recherche de leur nourriture. Il est donc possible, qu'attirés par une lumière faible mais continue, dans des fonds relativement obscurs, les petits animalcules à phototropisme positif viennent autour du panache tentaculaire. Ils sont alors soit capturés par la zone muqueuse qui entoure ces tentacules, soit simplement entraînés vers le segment oral par la ciliature de la gouttière médiane qui court le long de la face interne des gros tentacules.

Il ne semble donc pas que la fonction photogène puisse être en rapport avec des variations saisonnières ou de maturité sexuelle, mais, au contraire, puisse être considérée seulement comme un adjuvant précieux de la capture des aliments.

CONCLUSIONS

Les observations que nous avons pu recueillir au cours de nos travaux sur les Annélides nous ont tout d'abord montré l'existence de différents processus d'émission de lumière.

C'est tantôt une luminescence en étincelles comme chez les *Polynoïnae* affectant un nombre variable des éléments photogènes, tantôt une véritable inondation lumineuse comme chez le *Chaetoptère* où l'on peut suivre à l'œil nu l'émission de mucus lumineux se déversant sur tout le corps de l'animal, tantôt une lumière continue, douce et durable comme on la trouve chez les *Heterocirrus*, enfin une clarté fulgurante et très rapide intéressant toute la longueur du corps comme chez les *Syllidiens*.

La luminescence animale, en dehors de ces caractères qui sont étroitement liés aux espèces considérées, peut être envisagée sous plusieurs autres formes; elle est tantôt spontanée, tantôt provoquée. Le plus souvent c'est une excitation quelconque qui permet à l'observateur de la découvrir. Tout au long de nos expériences, nous avons rarement vu des *Polynoës* ou des *Chaetoptères* s'illuminer spontanément. Par contre, il nous est arrivé fréquemment de voir des *Odontosyllis* s'illuminer brusquement dans les aquariums sans intervention étrangère apparente. La découverte et l'étude de la bioluminescence chez les Annélides nécessite le plus souvent l'intervention de l'observateur qui peut agir par des moyens mécaniques, physiques ou chimiques.

La bioluminescence, dans la plupart des cas envisagés, est sous la dépendance du fonctionnement de glandes spéciales, glandes lumineuses ou photogènes dont les éléments fournissent les substances luminescentes. Là, également, se greffe une nouvelle classification de la luminescence. Dans certains cas, chez les *Chaetoptères* par exemple, le produit lumineux est éliminé à l'extérieur en même temps qu'une abondante sécrétion muqueuse. Dans ce cas, la glande elle-même reste obscure et la sécrétion ne s'illumine qu'après le contact avec l'eau de mer. Il s'agit là d'une luminescence extracellulaire. Il n'en est pas de même dans le cas des *Polynoës*, par exemple, où il est impossible de découvrir une émission de substance lumineuse quelle qu'elle soit. C'est l'organe lumineux qui s'éclaire en entier et les produits d'élaboration cellulaire émettent leur lumière dans la cellule elle-même. C'est alors un processus intracellulaire. Ce processus se retrouve dans d'autres cas, en particulier chez les *Syllidiens*.

Les divers processus de luminescence que nous avons examinés dans la série animale et l'histologie des appareils photogènes nous font penser immédiatement au fait qu'un perfectionnement se montre au fur et à mesure que l'on gravit l'échelle animale.

Les réflecteurs et les lentilles que possèdent, à partir des Céphalopodes, les animaux lumineux montrent de façon certaine que leur existence est liée à une fonction bien définie et paraît également avoir un but certain. Chez les Annélides que nous avons eu l'occasion d'examiner nous ne trouvons jamais de réflecteur ni de système optique permettant de diriger dans un sens voulu les radiations lumineuses émises.

Ainsi donc la fonction photogène ne présenterait pour ces animaux aucune utilité et aurait la valeur d'une manifestation essentielle sans explication plausible.

Si l'examen de la Bioluminescence de quelques genres et espèces d'Annélides ne permet pas à lui seul de formuler des conclusions définitives, il semble cependant que les différents processus que nous avons rencontrés et décrits chez diverses espèces puissent trouver une explication en fonction de la Biologie de ces animaux.

C'est ainsi que chez les *Tomopteridae*, animaux strictement pélagiques d'après les divers auteurs qui les ont étudiés et nos propres observations trop réduites, la spécialisation lumineuse se trouve être seulement un processus accessoire de la fonction d'élimination. L'origine mésenchymateuse des organes photogènes en rosettes, par transformation d'un coelomostome de la néphridie paraît ne pas pouvoir être mise en doute; de même d'ailleurs que la nature lipidique du contenu cellulaire et des formations canaliculaires annexées aux cellules photogènes. Quel que soit le mécanisme précis du processus de luminescence, il y a là une opposition totale avec d'une part l'origine ectodermique des organes lumineux des autres Annélides non pélagiques et d'autre part, avec la variété du mode de production des radiations lumineuses chez ces derniers. On ne discerne pas très bien quelle explication on pourrait fournir, ni quelle interprétation donner pour caractériser la bioluminescence de ces *Tomopteris*.

Mais, si l'on se tourne vers l'étude des autres types d'Annélides, il est certain que des hypothèses plus intéressantes se dessinent immédiatement.

Quel que soit le mode de distribution des photocytes, épars sur la surface de l'épithélium, rassemblés en territoires distincts plus ou moins circonscrits, ou formant de véritables épithéliums glandulaires ou des organes caractérisés, des faits d'ordre général surgissent à côté des observations de détail.

Toutes les Annélides errantes que nous avons étudiées, telles que les *Polynoës* et les *Syllis*, manifestent une photogenèse à caractère intracellulaire, s'effectuant par éclats successifs, brefs, la plupart du temps spontanément, mais répondant toujours intensément à toute excitation

extérieure de quelque nature qu'elle soit. Chez ces animaux, l'action du système nerveux sur le déclenchement des processus photogènes est nette et facile à démontrer même en dehors de toute étude histologique de l'innervation terminale des photocytes.

Toutes les Annélides sédentaires comme le *Chaetoptère*, les *Heterocirrus* et les *Polycirrus* que nous avons observées, au contraire, montrent une photogenèse à caractère extracellulaire sécrétoire et surtout excrétoire, de longue durée, continue, plus ou moins intense selon les cas et qui paraît moins obéir aux facteurs externes que celle des animaux précédents. Nous n'irons pas jusqu'à penser qu'elle se fait sans intermédiaire du système nerveux, mais il semble qu'elle soit davantage soumise à un influx neuro-végétatif qu'à l'action d'un système sensitivo-moteur. Sauf pour le *Chaetoptère* chez lequel une action directe déclenche une réponse photogène, les *Heterocirrus* et les *Polycirrus* paraissent émettre plus volontiers leur lumière spontanément et de façon indépendante de tout facteur extérieur que par action d'un excitant étranger quelconque.

Passant en revue les divers exemplaires examinés nous remarquons également que les Annélides errantes ont une potentialité photogène généralement plus intense que les Annélides sédentaires. Il est certain que leurs photocytes conservent plus longtemps leur pouvoir photosynthétique et que seule la section des conducteurs nerveux peut amener une production continue de lumière qui dure alors sensiblement plus longtemps. Chez des animaux ainsi traités et susceptibles d'avoir épuisé complètement leurs substances lumineuses, il est difficile et, pour certains impossible, de voir la traduction morphologique de l'excrétion d'un produit quelconque. Nous avons ainsi essayé d'épuiser la luminescence des *Polynoës* comme celles des *Syllis*; nous n'avons pu voir aucune transformation des photocytes chez les premières et seulement voir l'apparition des cellules à boules chez les secondes. Tout se passe dans ce cas comme si la substance lumineuse en combinaison avec le support avait le pouvoir d'être régénérée au fur et à mesure de sa disparition sans laisser aucune trace de perte de substance.

Chez les Annélides sédentaires, par contre, on assiste toujours à une élimination du produit élaboré quelle que soit la nature de ce produit. De façon générale chez ces animaux la sécrétion est de nature muqueuse, sauf chez les *Polycirrus*, chez lesquels nous n'avons pas pu préciser la nature chimique des grains sécrétoires. Chez toutes ces espèces, il est indéniable que la sécrétion se répand à l'extérieur, que la cellule lumineuse se vide de son contenu et que les substances photogènes ne subissent leur oxydation que dans le milieu extérieur et non dans la cellule elle-même. Sauf chez les *Heterocirrus* on peut également constater l'existence d'une gouttière ciliée en rapport plus ou moins étroits avec l'organe photogène en même temps qu'une sécrétion muqueuse importante.

Maints auteurs ont essayé de donner une interprétation de ces phénomènes de bioluminescence en considérant les variations saisonnières qu'ils présentent parfois, l'état de maturité sexuelle des individus ou l'action des conditions atmosphériques.

Nous avons pu constater que parmi tous les animaux observés les *Heterocirrus* paraissent seuls présenter une activité photogène plus intense au moment des fortes chaleurs, mais nous en avons seulement conclu à la possibilité de variations dues à un développement plus important des individus ou à un accroissement de la ration alimentaire.

Cependant d'autres interprétations peuvent se faire jour à la faveur des observations biologiques et histologiques.

Ces animaux sédentaires vivent sur des fonds relativement obscurs et leur alimentation, quelle que soit la richesse de la mer en plancton, pose un problème vital de la plus grande importance, aggravé par leur impossibilité d'aller eux-mêmes à la recherche de la nourriture du fait de leur mobilité réduite ou nulle.

Il est normal, de penser que, dans l'association d'une gouttière ciliée ou d'une sécrétion muqueuse abondante ou des deux et d'un appareil photogène, ce dernier joue le rôle d'une sorte de piège attirant les animalcules ou les êtres unicellulaires que le mucus emprisonne ou que le courant d'eau créé par les mouvements de la ciliature entraîne du côté du prostomium, les mettant ainsi à portée de la bouche de l'animal qui en fait alors sa nourriture.

Nous avons eu l'occasion de voir sur le vivant et de décrire le trajet du courant qui se produit au niveau des gouttières ciliées du *Chaetoptère*, et l'aide qu'apportent à ce courant les battements permanents des expansions membraneuses des articles thoraciques. Chez un tel animal, vivant obligatoirement enfermé dans son tube, le problème de l'alimentation se pose avec une acuité plus grande encore que chez les autres animaux sédentaires que nous avons examinés. Le courant créé par les palettes, en dehors de son rôle de véhicule d'oxygène, est assez fort pour entraîner de petits animalcules que la luminescence des sécrétions sortant par l'orifice antérieur du tube a attirés à proximité de l'orifice postérieur; c'est à ce niveau qu'ils s'engouffrent dans le tube; emprisonnés dans du mucus, ils sont ensuite canalisés vers l'entonnoir buccal par les mouvements de la ciliature de la gouttière médiane et de la gouttière des parapodes aliformes.

Dans le cas des *Polycirrus*, la zone muqueuse qui entoure le bouquet tentaculaire peut engluer les animaux attirés par la luminescence des gros tentacules, et la gouttière ciliée les canalise vers le prostomium ouvert à la base du panache tentaculaire.

Dans le cas des *Heterocirrus*, on doit tenir compte du fait que ces animaux ont une mobilité plus marquée que les deux précédents et qu'elle les aide à happer les petits animaux attirés sur leur support par la lumière émise et englués par la sécrétion muqueuse qu'ils émettent.

Au contraire, si nous considérons les réactions photogènes des Annélides errantes, nous constatons que le mode particulier qu'elles présentent ne s'associe jamais avec une mucigenèse nettement caractérisée. Elle ne semble, dans ces cas, en aucune façon liée à la recherche alimentaire mais apparaîtrait plutôt comme un adjuvant du rapprochement des sexes. Toutefois, cette dernière hypothèse, qui se trouve amplement démontrée dans le cas d'animaux terrestres, tels que les *Lampyres*, ne semble pas être de bien grande valeur dans le cas des Annélides errantes. En effet, ces Polychètes possèdent presque tous un mode de fécondation externe sans accouplement, et le plus souvent, comme chez les *Syllidiens* en particulier, un mode de reproduction asexuée par blastogamie ou schizogamie. D'ailleurs l'appareil lumineux paraît présenter la même distribution et la même structure histologique quel que soit le sexe auquel on s'adresse.

Il ne subsiste plus comme hypothèse valable que la possibilité d'un moyen de défense vis-à-vis des Poissons ou autres animaux qui recherchent ces Annélides dans les herbiers ou les vieilles coquilles encroûtées qui sont leur habitat de prédilection.

Il est évident qu'on peut argumenter longtemps sur cette hypothèse et se poser la question suivante : Pourquoi, dans une même famille ou un même groupe ou tout au moins dans un même genre, toutes les espèces ne présentent pas cette même particularité d'autodéfense ?

En dehors du fait que beaucoup d'espèces n'ont sûrement pas été observées la nuit, nous pensons qu'il est aussi inutile de poser cette question que de demander pourquoi tous les Plagiostomes ne sont pas électriques ou tous les Cantharidinés ne sont pas lumineux.

Il est curieux de constater que dans le cas des Polychètes errantes la luminescence n'est pas sans présenter une certaine analogie avec la fonction électrique des Torpilles.

Dans l'immensité et la diversité du règne animal et de la spécialisation fonctionnelle, c'est encore le phénomène de Bioluminescence qui l'emporte de loin sur toutes les différenciations particulières qui paraissent n'avoir d'autre but que la propagation et la conservation de l'espèce.

On doit classer les phénomènes de luminescence, quel qu'en soit le but précis, parmi toutes ces manifestations particulières de défense ou de capture des proies tels que l'émission du noir chez les Céphalopodes, la production électrique chez certains Poissons, les explosions et projection de liquides corrosifs chez certains Carabiques et bien d'autres procédés plus étranges parfois.

Mais elle conserve par sa beauté et par sa multiplicité la première place dans toutes les manifestations de la vie dont le résultat est encore et toujours de maintenir la vie.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (R.S.). — Studies on bioluminescence. The partial purification of Cypridina luciferin. *Journal gen. Physiol.*, 1935, XIX, pp. 301-305.
- ANDERSON (R.S.). — Cheluminescence in aqueous solutions. *Annales of New York Academy of Sciences*, 1948, vol. XLIX, art. 3, pp. 337-352.
- AUZOUT. — Sur les vers luisants dans les Huitres. *Mém. de l'Acad. de Paris*, 1666, t. 10, p. 453.
- BELLESME Jousset de. — Recherches expérimentales sur la phosphorescence du Lampyre. *C. R. Acad. des Sc. Paris*, 1880, t. 90, pp. 318-321.
- BELLESME Jousset de. — Recherches expérimentales sur la phosphorescence du lampyre. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, 1880 (mars-avril), t. XVI, pp. 121-169, 4 fig.
- BONHOMME Ch. — Nouvelles recherches biologiques et cytologiques sur la luminescence de quelques Polynoïnae. *C. R. Acad. des Sc. et Lettres de Montpellier*, 1940 (déc.) n° 70, pp. 78-84.
- BONHOMME Ch. — Le Plexus nerveux de l'élytre des Polynoës et rapports avec les « photocytes ». *C.R. Acad. des Sc. et Lettres de Montpellier*, 1941 (mars), n° 71, pp. 44-49.
- BONHOMME Ch. — Recherches cytologiques sur les « photocytes » des Polynoës. *C.R. Acad. des Sc. et Lettres de Montpellier*, 1941 (juin), n° 71, pp. 71-80, 2 fig.
- BONHOMME Ch. — Recherches sur l'histologie de l'appareil lumineux des Polynoïnae. *Bull. de l'Inst. océan. de Monaco*, 1942, n° 825, vol. 38, p. 8, 4 fig.
- BONHOMME Ch. — Recherches sur quelques localisations de l'appareil lumineux du Chaetopterus variopedatus Clap. *Mémoire à l'Acad. des Sc. et Lettres de Montpellier. Prix Lichtenstein* 1942, n° 72, p. 45-50-144.
- BONHOMME Ch. — La luminescence de Heterocirrus bioculatus Keferstein. *C.R. Acad. des Sc. et Lettres de Montpellier*, 1942 (déc.), n° 72, pp. 111-113, 1 fig.
- BONHOMME Ch. — Les glandes pédieuses d'Odontosyllis ctenostoma Clap. et leur intervention possible dans la luminescence de cet animal. *C.R. Acad. des Sc. et Lettres de Montpellier*, (déc.), n° 72, p. 113.
- BONHOMME Ch. — L'appareil lumineux de Chaetopterus variopedatus Clap. Recherches histologiques, *Bull. de l'Inst. océan. de Monaco*, 1943, vol. 39, n° 843, p. 7, 4 fig.
- BONHOMME Ch. — La luminescence de Heterocirrus bioculatus Keferstein. *Bull. de l'Institut océan. de Monaco*, 1944 (Juillet), vol. 40, n° 871, p. 7, 2 fig.
- BONHOMME Ch. — Les « Photocytes » chez Heterocirrus bioculatus Keferstein et leurs variations saisonnières. *C.R. Acad. des Sc. et Lettres de Montpellier* 1944 (avril), n° 74-77, pp. 10-11.
- BONHOMME Ch. — Aperçu histologique des « photocytes » de Dodecaria concharum Oerstedt (forme B, épitoque nageuse). *C.R. Acad. des Sc. et Lettres de Montpellier*, 1944 (juillet), n° 74-77, p. 26.
- BONHOMME Ch. — La luminescence chez quelques Syllidiens. Observations histologiques. *C.R. Acad. des Sc. et Lettres de Montpellier*, 1945 (janvier) n° 74-77, pp. 34-35.

- BONHOMME Ch. — Remarques histologiques sur les tentacules de *Polycirrus aurantiacus* Grube et de *Polycirrus caliendrum* Clap. *C.R. Acad. des Sc. et Lettres de Montpellier*, 1945 (mai), n° 74-77, pp. 39-40.
- BONHOMME Ch. — Remarques sur la structure histologique des tentacules des *Polycirrus* lumineux. *C.R. Acad. des Sc. et Lettres de Montpellier*, 1946 (oct.), n° 76-77, p. 63.
- BONHOMME Ch. — Bioluminescence d'un Ophiuride méditerranéen. Note préliminaire. *C.R. Acad. des Sc. et Lettres de Montpellier*, 1946, n° 74-77, p. 62.
- BONHOMME Ch. — Quelques points sur la luminescence de *Polycirrus caliendrum* Clap. et de *Polycirrus aurantiacus* Grube. *C.R. Acad. des Sc. et Lettres de Montpellier*, 1947 (janvier), p. 65.
- BONHOMME Ch. — Quelques points d'histologie des éléments photogènes (dans le genre *Polycirrus*). *C.R. Assoc. des Anat. Congrès international de Paris*, 1947 (mars-avril), n° 50, pp. 69-72.
- BONHOMME Ch. — Observations sur l'histologie des cellules photogènes de quelques Syllidiens. *Com. Congrès de l'A.F.A.S. Toulouse*, 11-15 septembre 1950, *Bull. Soc. Hist. nat. de Toulouse*, 1951, t. 86, pp. 102-107, 1 fig.
- BRADY BIRKS S.G. — Luminous worms. *Nature London*, 1919, 104, pp. 23-93.
- BROWN (Dugals E.S.) et KING. — The nature of the photogenic response of *Photuris pensylvanica*. *Physiol. Zool.*, 1931, IV, pp. 287-293, 2 fig.
- BUCK John E. — The anatomy and physiology of the Light organ in fireflies. *Annals of New York Academy of Sciences*, 1948, vol. XLIX, Art. 3, pp. 397-483, 41 fig.
- CHASE A.M. — The chemistry of Cypridina luciferin. *Annals of New York Academy of Sciences*, 1948, vol. XLIX, art. 3, pp. 353-375, 9 fig.
- COSMOCIVI L. S. — Glandes génitales et organes segmentaires des Annélides Polychètes. *Arch. Zool. Exp.*, 1879-1880, t. 8, pp. 233-372.
- DE LA VOYE. — Lettres sur les Vers luisants dans les Huitres. *Mém. de l'Acad. de Paris* 1666, t. 10, p. 455.
- DUBOIS E. — De la fonction photogénique chez les Myriapodes. *C.R. Soc. de Biol.*, 1886, série 8, 3, pp. 518-522.
- DUBOIS R. — Contribution à l'étude de la production de la lumière par les êtres vivants. *Bull. de la Soc. zool. de France*, 1886.
- DUBOIS R. — Note sur la fonction photogénique chez les Pholades. *C.R. Soc. de Biol.* 1887, vol. 4, p. 564.
- DUBOIS R. — De la fonction photogénique chez la *Pholas dactylus*. *C.R. Acad. des Sc.*, 1887, vol. 105, p. 690.
- DUBOIS R. — De la fonction photogénique dans les œufs du *Lampyre*. *Bull. de la Soc. zool. de France*, 1887, t. 12, fasc. 1.
- DUBOIS R. — Sur la nature et le développement de l'organe lumineux du *Lampyre noctiluque*. *C.R. Acad. Sc. de Paris*, 1913, 156, pp. 730-732.
- D'URBAN W.S.M. — Phosphorescence of *Syllis*. *The Zoologist*, 1884, 3^e série, vol. 8, p. 117.
- EMERY C. — La lumière de *Luciola italica*, observée au microscope. *Arch. Ital. de Biologie*, 1886, t. VII, fasc. II, pp. 274-278, 1 pl.
- FAUVEL P. — Tableaux analytiques des Annélides Polychètes errantes des côtes de France. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, 1918, n° 347, pp. 1-20.
- FLAUGERGUES. — Lettre sur le phosphorisme des Vers de terre. *Journ. de Phys.*, 1771, t. 16, p. 311.
- FRIEND H. — Luminous worms. *Nature London*, 1919, 103, p. 446.
- GATES G.E. — Note on luminescence in the earthworms of Rangoon. *Rec. Ind. Mus. Calcutta*, 1925, 27, pp. 471-473.
- GIESC A.G. and LEIGHTON P.A. — Phosphorescence of cells and cell products. *Science*, 1937, LXXXV, p. 428.
- GILCHRIST J.D.F. — Luminescence and its origin in a South Africa earthworms (*Chilota*) Captown. *Trans. Roy. Soc. S. Afric.*, 1919, 7, pp. 203-212, pl. XXIV.

- GONTALAND. — Sur la phosphorescence de *Clitocybe olearia*. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 1936, V, pp. 142-143.
- GREEFF — Über der rosetten förmigen Leuchtorgane d. Tomopteriden und zwei neue Arten von Tomopteriden *Zool. Anz.*, 1882, n° 116, pp. 384-387, 5 fig.
- GREEFF. — Phosphorescence organs of Tomopteris. *Abstr. j. n. Micr.*, 1883, vol. 2, P. 6, p. 780.
- HARVEY NEWTON (E.). — Studies on luminescence. The chemistry of Light production in a Japanese Ostracod Crustacean, *Cypridina hilgendorffii*, Müller. *The American Journal of Physiology*, 1917 (janvier), vol. 41, n° 2.
- HARVEY NEWTON and KORR (I.M.). — Luminescence in absence of oxygen in the Ctenophore *Mnemiopsis Leydii*. *Journ. of cellular and comparative Physiology*, 1938 (déc.), vol. 12, n° 3.
- HARVEY NEWTON (E.). — Living light. *Princeton University Press*, 1940, 1 vol., p. 328, 8 fig.
- HARVEY NEWTON (E.). — Benjamin Franklin's views on the phosphorence of the sea. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 1940 (august), vol. 83, n° 2, pp. 341-348.
- HARVEY NEWTON (E.). — The American Prize for 1941-1942. *The scientific Monthly*, 1942 (february), vol. LIV, pp. 188-189.
- HARVEY NEWTON (E.). — The red and green light of the « railroad worm ». *Science*, 1944 (april), vol. 99, n° 2571, pp. 283-284.
- HARVEY NEWTON (E.). — Bioluminescence. *Encyclopædia Britannica*, 1947, vol. 3, pp. 617-619.
- HARVEY NEWTON (E.). — Introductory Remarks. A general survey of Bioluminescence *Annals of New-York Academy of Sciences*, 1948, vol. XLIX art. 3, pp. 329-336, 4 fig.
- HUET (M.). — Note sur un Myriapode lumineux trouvé à La Fère (Aisne). *Mém. Soc. de Biol.*, 1886, 3, 8^e série, pp. 523-524.
- JOHNSON FRANK (E.) and EYRING (H.). — The fundamental action of pressure temperature and drugs on enzyme, as revealed by bacterial luminescence. *Annals of New-York Academy of Sciences*, 1948, vol. XLIX, art. 3, pp. 376-396, 13 fig.
- JOUBIN (L.). — Eléments de Biologie marine. *Science et civilisation. Collection d'exposés synthétiques du savoir humain*. 1 vol., 358 p., 76 fig., p. 255. Gauthier-Villars et C^{ie}, édit., 55, quai des Augustins, Paris.
- JOURDAN (Et.). — Structure des élytres de quelques Polynoës. *Zool. Anz.*, 1885, Bd. 8, pp. 128-134, 3 fig.
- JOURDAN (Et.). — Structure histologique des téguments et appendices sensitifs de l'*Hermione hystrix* et du Polynoë *Grubiana*. *Arch. Zool. exper.*, 1887, t. 5, 2^e série, pp. 91-122, 2 pl.
- JOURDAN (Et.). — Etudes histologiques sur deux espèces du genre *Eunice*. *Ann. des Sc. nat.*, 1887, t. II, 7^e série, pp. 239-304, 5 pl.
- JOYEUX-LAFFUE. — Etude monographique du Chétopère. *Arch. Zool. expér.*, 1890, 2^e série, t. 8, pp. 245-360, 5 pl.
- KREKEL (Anna). — Die leuchtorgane von *Chaetopterus variopedatus* Clap. *Zeits. fur wissenschaft. Zool.*, 1919-1921, Bd 118, pp. 410-507, 3 pl.
- KUTSCHERA (F.). — Die Leuchtorgane von *Acholoë astericola*. *Zeits. fur wissenschaft. Zool.*, 1909, Bd. 92, t. 77, pp. 75-102.
- MACÉ. — Les glandes préanales et la phosphorescence des Géophiles. *C. R. Soc. de Biol.*, 1887, pp. 37-39.
- MALACQUIN (A.). — Recherches sur les Syllidiens. Morphologie. Anatomie. Reproduction. Développement. *Mém. Soc. des Sc. et Arts de Lille*, 1893, 1 vol. Imprimerie L. Daniel, Lille.
- MALUF (Rustum N.S.). — The biology of light production in Arthropods. *Annals Report of the Smithsonian Institution*, 1938, pp. 377-404.

- MANGOLD (E.). — Produktion von Licht : in *Handbuch der vergleichenden Physiologie*. Hans Winsterstein, Bd III, 2 Hufte, pp. 235-392, 4 fig. G. Fischer Iena édit.
- MARION. — Dragages au large de Marseille. *Ann. des Sc. nat.*, 1879, 8^e série, t. VIII, p. 19.
- MEYER (A.). — Tomopteris anadyomene nov. sp., ein Nachweiss phylogenetischer Undwandlung von Nephridialtrichtern in Leuchtorgane bei den Polychaeten. *Zool. Anz Leipzig*, 1929, 86, pp. 124-133, 7 fig.
- MONNIER (A.). — L'Actinogenèse. *Encyclopédie française. La vie*. T. IV, pp. 4-18-4 à 4-18-6.
- OKADA Yô (K.). — Origin and Developpement of the photogenic organs of Lampyrids, with special reference to those of *Luciola cruciata* Moltzschulsky and *Pyrocoelia rufa* Ern. Olivier. *Mémoires of the College of Science Kyoto Imperial University*, 1935, série B, vol. X, n° 3, art. 7-10, pp. 209-228, 2 pl., 9 fig.
- PANCERI (P.). — Etudes sur la phosphorescence des animaux marins. *Ann. des Sc. nat.*, 1872, 5^e série Zool., t. 16.
- PANCERI (P.). — La luce et gli organi luminosi di alcuni Annelidi. *Atti della Reale Accad. d. Sc. fis. et nat.*, 1875, vol. 7, n° 1.
- PIERANTONI (U.). — Nuove osservazioni su luminescenza e simbiosi e la fosforescenza degli Oligocheti. *Atti. Acc. Lincei Roma*, 1923, série 5, 321, pp. 359-362.
- PIERANTONI (U.). — Nuove osservazioni sulla luminescenza degli Oligocheti. *Rendic. Convegno Genova*, U. Z. I., 1923, pp. 16-18. (*In Monitore Zool. Ital. Firenze*, 1924, 35, n° 11.)
- PIERANTONI (U.). — La fosforescenza et la simbiosi in *Microscolex phosphoreus* Ant. Dieg. *Boll. Soc. Nat. Napoli*, 1924, 36, pp. 179-196, pl. V.
- PRÄJZE (A.). — Das Leuchten der Organismen. *Erget. Physiologie Wiesbaden*, 1923, 21, Abt. I, pp. 166-273.
- PRENANT (M.). — Etudes histologiques sur les peroxydases animales. *Arch. morph. gén. Expér. Paris*, 1924, 21, p. 1, 9 pl.
- QUATREFAGES (A. de). — Note sur un nouveau mode de phosphorescence observé chez quelques Annélides et Ophiures. *Ann. des Sc. nat.*, 1843, 2^e série Zool., t. 19, pp. 183-192.
- ROBIN. — Annélides de l'Etang de Thau. *Bull. de la Soc. philom. de Paris*, 1882-1883, 7^e série, t. VII, p. 38.
- RICHARD (J.). — L'Océanographie. 1 vol., 396 p., 339 fig., 1907, Vuibert et Nony, édit. 63, Bd St-Germain, Paris.
- RICHARD (J.). — Un mot sur la phosphorescence des Myriapodes. *Ann. de la Soc. entomol. de Belgique*, 1885, t. 29, p. 17.
- SKROWRON (S.). — On the luminescence of *Microscolex phosphoreus*. *Dug. Biol. Bul. Woods Hole. Mass.*, 1926, 51, pp. 199-208.
- SKROWRON (S.). — The luminous material of *Microscolex phosphoreus*. *Dug. Biol. Bull. Woods Hole Mass.*, 1928, 54, pp. 191-195.
- STAMMER (H.J.). — Zur Biologie und Anatomie der Leuchtenden Pilz mückenlarve von *Ceroplatus testaceus* Dalm (Diptera Fungivoridae). *Zeits. für Morphol. u. Oekol.*, 1932, XXVI, pp. 135-146, 7 fig.
- STAMMER (H.J.). — Das Leuchten des Collembolen *Achorutes mucorum* Templ. ulbst. Bemerkungen über die in Deutschland vorkommenden leuchtenden Landtiere. *Biol. Zentralbl.*, 1935, LV, pp. 178-182.
- WALTER (A.). — Das Leuchten einer terrestrischen Oligochaeten. *C. R. Séances Trav. Soc. nat. St-Petersbourg*, 1909, vol. 40, p. 136.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	7
APERÇU DE LA BIOLUMINESCENCE DANS LE RÈ- GNE ANIMAL	9
HISTORIQUE	17
MATÉRIEL — EXPÉRIMENTATION — TECHNIQUES EMPLOYÉES	21
ANNÉLIDES ERRANTES	28
<i>APHRODITIDAE</i> — <i>POLYNOINAE</i>	28
<i>SYLLIDAE</i>	49
<i>TOMOPTERIDAE</i>	68
ANNÉLIDES SÉDENTAIRES	79
<i>CIRRATULIDAE</i>	79
<i>CHAETOPTERIDAE</i>	92
<i>TEREBELLIDAE</i> — <i>POLYCIRRINAE</i>	112
CONCLUSIONS	129
BIBLIOGRAPHIE	134

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1°) LES TUMEURS CHEZ LES VÉGÉTAUX : COMPARAISON AVEC LES
TUMEURS CHEZ LES ANIMAUX.

2°) LA PALÉONTOLOGIE DE QUELQUES GROTTES DE LA BASSE
VALLÉE DU GARDON.

Vu et Permis d'imprimer
Montpellier, le 26 Septembre 1952
Le Recteur de l'Académie :
P. GUILLON.

Vu et approuvé,
Montpellier, le 26 septembre 1952
Le Doyen de la Faculté
des Sciences :
P. MATHIAS.

CAUSSE
GRAILLE
CASTELNAU
— IMPRIMEURS —
MONTPELLIER



CAUSSE
GRAILLE
CASTELNAU
— IMPRIMEURS —
MONTPELLIER